Tyrannosaurus rex

Tyrannosaurus rex (del griego latinizado *tyrannus* 'tirano' y *saurus* 'lagarto', y el latín *rex*, 'rey'),[1] es la única especie conocida del género fósil *Tyrannosaurus* de dinosaurio terópodo tiranosáurido, que vivió a finales del período Cretácico, hace aproximadamente entre 68 y 66 millones de años,[2][3] en el Maastrichtiense, en lo que es hoy América del Norte. Su distribución en el continente fue mucho más amplia que otros tiranosáuridos. Comúnmente abreviado como ***T. rex***, y castellanizado como **tiranosaurio** es una figura común en la cultura popular. Fue uno de los últimos dinosaurios no avianos que existieron antes de la extinción masiva del Cretácico-Terciario.

Como otros tiranosáuridos, *T. rex* fue un carnívoro bípedo con un enorme cráneo equilibrado por una cola larga y pesada. En relación con sus largos y poderosos miembros traseros, los miembros superiores de *Tyrannosaurus* eran pequeños, pero sorprendentemente fuertes para su tamaño, y terminaban en dos dedos con garras. Aunque otros terópodos rivalizan o superan a *Tyrannosaurus rex* en tamaño, todavía es el mayor tiranosáurido conocido y uno de los mayores depredadores conocidos de la Tierra, midiendo hasta 12 metros de largo,[4] 4 metros de altura hasta las caderas,[5] y con pesos estimados entre 6 a 8 toneladas.[4] Durante mucho tiempo fue el mayor carnívoro de su ecosistema; debió de haber sido el superpredador, cazando hadrosáuridos y ceratópsidos, aunque algunos expertos han sugerido que era principalmente carroñero. El debate de si *Tyrannosaurus* fue un depredador dominante o un carroñero es uno de los más largos en la paleontología.

Hay más de 30 especímenes de *Tyrannosaurus rex* identificados, algunos de los cuales son esqueletos casi completos. Se han encontrado tejido conjuntivo y proteínas en por lo menos uno de estos especímenes. La abundancia de material fósil ha permitido investigar en detalle muchos aspectos de su biología, incluyendo su ciclo de vida y su biomecánica. Los hábitos de alimentación, la fisiología y la velocidad potencial de *Tyrannosaurus rex* son objeto de controversia. Su taxonomía es también polémica, con algunos científicos que consideran a *Tarbosaurus bataar* de Asia como una segunda especie de *Tyrannosaurus* mientras otros mantienen a *Tarbosaurus* como género separado.

Tyrannosaurus rex

Rango temporal: 68 Ma-66 Ma

Pre Є Є O S D C P T J K Pg N

Maastrichtiense (Cretácico Superior)

Reconstrucción del esqueleto del espécimen holotipo (CM 9380) de *Tyrannosaurus rex* del Museo de Historia Natural Carnegie, Pittsburgh.

Taxonomía

Reino:	Animalia
Filo:	Chordata
Clase:	Sauropsida
Subclase:	Diapsida
Superorden:	Dinosauria
Orden:	Saurischia
Suborden:	Theropoda
(sin rango):	Coelurosauria
Superfamilia:	Tyrannosauroidea
Familia:	Tyrannosauridae
Subfamilia:	Tyrannosaurinae
Tribu:	Tyrannosaurini
Género:	***Tyrannosaurus*** Osborn, 1905
Especie:	***Tyrannosaurus rex*** Osborn, 1905

Sinonimia

- *Manospondylus* Cope, 1892
- *Dynamosaurus* Osborn, 1905
- *Stygivenator* Olshevsky, 1995

Varios otros géneros de tiranosáuridos norteamericanos también han sido sinonimizados a *Tyrannosaurus*.

- *Dinotyrannus* Olshevsky, 1995

Índice

Descripción

Historia
- Primeros descubrimientos
- *Manospondylus*
- 1940-1990
- Últimos hallazgos

Clasificación

Especies

Paleoecología

Paleobiología
- Postura
- Extremidades superiores
- Crecimiento
- Dimorfismo sexual
- Piel y plumas
- Termorregulación
- Locomoción
  - Huellas
- Alimentación
  - ¿Carroñero o cazador?
  - Canibalismo
  - Saliva infecciosa

En la cultura popular

Véase también

Referencias

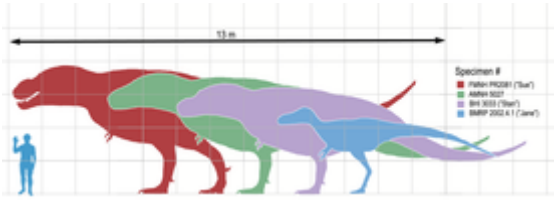
Bibliografía

Enlaces externos
- BBC - Noticias
- Especímenes famosos
- Otros

Descripción

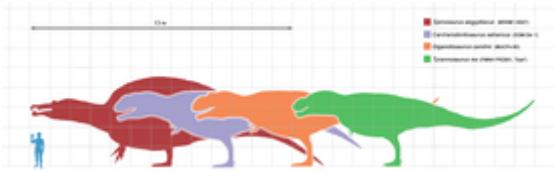
Distintos ejemplares hallados de *Tyrannosaurus rex* medían entre 11,1 y 12,3 metros de longitud,[4] [6] [7] con pesos estimados de 5,6 hasta 9,5 toneladas.[4] [6] [8] [9] El tiranosaurio poseía un gran cráneo de 1,4 m provisto de fenestras oculares y nasales. Su cráneo presenta un gran número de huesos fusionados, supliendo la movilidad por una estructura más maciza, hecho inusual en los terópodos, que por lo general tenían huesos ligeros. El cuello era grueso, musculoso y corto.

El mayor espécimen cuasicompleto, FMNH PR2081 (apodado "Sue"), midió 12,3 metros de largo,[4] [7] y 4 de alto hasta las caderas.[5] El estimado de su masa total ha variado a lo largo de los años, desde un reciente y máximo de 9,5 toneladas,[4] a 4,5 como mínimo,[10] [11] con otros estimativos de entre 5,4 y 7,2 toneladas.[12] [13] [14] [15] Mientras que los últimos estudios han arrojado estimados de 9,5;[4] 8,4[9] y 7,4[8] toneladas. Estos últimos estimados se obtuvieron tanto con la finamente calibrada reconstrucción de modelos volumétricos del cuerpo, que toman en cuenta datos modernos de su osteología, como con los sacos de aire y nuevas interpretaciones de su masa muscular, y en las ecuaciones de regresión basadas en la circunferencia de los huesos que soportan el cuerpo. Aunque *Tyrannosaurus* era más largo que el bien conocido terópodo del Jurásico *Allosaurus* y rivalizaba en tamaño con *Carcharodontosaurus* africano, era ligeramente más pequeño que otros terópodos del Cretácico como *Spinosaurus* y *Giganotosaurus*.[16] [17]



Varios especímenes de *Tyrannosaurus rex* en comparación con un humano.

Restauración mostrando piel escamosa con plumaje escaso.



Comparación del tamaño de algunos dinosaurios terópodos gigantes y un ser humano.

El cuello de *Tyrannosaurus rex* formaba una curva natural con forma de **S** como en otros terópodos, pero era corto y musculoso para soportar su enorme cabeza. Los miembros superiores solo tenían dos dedos con garras,[18] junto con un pequeño metacarpiano adicional, vestigio de un tercer dígito.[19] En cambio los miembros traseros estaban entre los más largos en proporción con el tamaño corporal de cualquier terópodo. La cola era pesada y larga, formada por más de cuarenta vértebras, para equilibrar los enormes torso y cabeza. Para compensar el inmenso tamaño del animal, muchos huesos de su esqueleto eran huecos, reduciendo su peso sin pérdida significativa de fuerza.[18]

Perfil del cráneo de *Tyrannosaurus* (AMNH 5027).

El mayor cráneo conocido de *Tyrannosaurus rex* mide 1,50 metros de largo.[20] [21] Grandes *fenestras* (aberturas) reducían el peso y proporcionaban lugares para la inserción muscular, como se ve en todos los terópodos carnívoros. Pero en otros aspectos el cráneo de *Tyrannosaurus* es perceptiblemente diferente del de los terópodos no tiranosáuridos grandes. Es extremadamente ancho en la parte posterior pero tiene un hocico estrecho, permitiendo una visión binocular inusualmente buena.[22] [23] Los huesos del cráneo eran macizos, y los nasales y algunos otros huesos estaban fusionados, sin permitir movimiento entre ellos, aunque muchos estaban neumatizados, conteniendo un «panal de abejas» de espacios aéreos minúsculos que pueden haber hecho los huesos más flexibles además de aligerarlos. Estas y otras características de consolidación del cráneo son parte de la tendencia de los tiranosáuridos hacia una mordedura cada vez mayor, que sobrepasaba fácilmente a la de todos los no tiranosáuridos.[24] [25] [26] El extremo de la quijada superior tenía

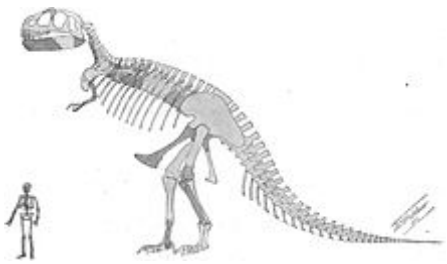
forma de **U**, mientras que en la mayoría de los carnívoros no tiranosáuridos las quijadas superiores tenían forma de **V**, lo que aumentaba la cantidad de tejido y hueso que un tiranosaurio podría arrancar con una mordedura, aunque también aumentaba las tensiones en los dientes delanteros.

Dos dientes de la mandíbula inferior del ejemplar MOR 1125, B-rex, mostrando la variación en tamaño de los dientes en un mismo individuo.

Los dientes de *Tyrannosaurus rex* muestran una marcada heterodoncia (dientes con formas diferentes).[27] [28] Los dientes premaxilares, al frente de la mandíbula superior (maxilar), estaban muy juntos, con una sección transversal en forma de **D**, tenían crestas reforzadas en el borde posterior, eran incisiformes (cúspides afiladas como cinceles) y curvados hacia atrás. Estas características reducían el riesgo de que los dientes se rompieran cuando *Tyrannosaurus* mordiera y desgarrara. El resto de los dientes eran robustos, más similares a «plátanos afilados» que a dagas; estaban más espaciados entre sí y también estaban reforzados en los bordes.[29] Los de la mandíbula superior eran más grandes que los de la parte trasera de la mandíbula inferior. El mayor diente de *Tyrannosaurus* encontrado hasta ahora se estima que medía 30 centímetros de largo, incluyendo la raíz, haciendo de este diente el mayor de cualquier dinosaurio carnívoro descubierto hasta la fecha.[5]

Historia

Hasta 2006 se habían hallado 30 especímenes,[30] incluyendo sólo tres cráneos completos. Los primeros especímenes encontrados tuvieron un papel importante en la denominada Guerra de los Huesos. *Tyrannosaurus rex* es el dinosaurio carnívoro mejor conocido en la cultura popular humana.



Restauración del esqueleto por William D. Matthew de 1905, una de las primeras reconstrucciones de *Tyrannosaurus rex* publicadas.[31]

Henry Fairfield Osborn, presidente del Museo Americano de Historia Natural, describió para la ciencia a *Tyrannosaurus rex* en 1905. El nombre genérico proviene de las palabras en griego *τυραννος* (*tyrannos*, que significa "tirano") y *σαυρος* (*sauros*, por "lagarto"). Osborn usó la palabra latina *rex*, que se traduce como "rey", para el término específico. La nomenclatura binominal completa de esta especie, *Tyrannosaurus rex*, se traduce del latín como "el rey de los lagartos tiranos", poniendo énfasis en el gran tamaño del dinosaurio, con el que (se supone) dominaba a todos los otros animales de su tiempo.

Primeros descubrimientos

Todos los especímenes se han encontrado en Norteamérica. Unos dientes que hoy son documentados como *Tyrannosaurus rex* fueron encontrados en 1874 por A. Lakes cerca de Golden (Colorado). A principios de la década de 1890, J. B. Hatcher recolectó elementos postcraneales en el este de Wyoming. Estos fósiles se consideraron en un principio pertenecientes a una especie gigante de *Ornithomimus* (*O. grandis*), pero ahora se lo considera un ejemplar de *Tyrannosaurus rex*. El primer espécimen, una vértebra parcial, fue descubierto por Edward Drinker Cope en 1892 y se describió como *Manospondylus gigas*. Fue atribuida a *Tyrannosaurus rex* en 1912 por Henry Fairfield Osborn.[32] Barnum Brown, el conservador auxiliar del Museo Americano de Historia Natural, encontró el segundo esqueleto de *T. rex* en Wyoming en 1900. Este espécimen fue originalmente nombrado *Dynamosaurus imperiosus* en el mismo documento en el que fue descrito *Tyrannosaurus rex*.[33] Si no hubiera sido por el orden de las páginas, *Dynamosaurus* se habría convertido en el nombre oficial. El material original del *Dynamosaurus* se encuentra en las colecciones del Museo de Historia Natural de Londres.[34]

En total, Barnum Brown encontró cinco esqueletos parciales de *T. rex*. Brown recolectó su segundo tiranosaurio en 1902 y 1905 en la formación Hell Creek, Montana. Este fue el holotipo que Osborn usó para describir a *Tyrannosaurus rex* en 1905. En 1941 se lo vendió al Museo Carnegie de Historia Natural en Pittsburgh (Pensilvania). El cuarto hallazgo de Brown, que fue el más importante, también descubierto en la formación Hell Creek, está expuesto en el Museo Americano de Historia Natural en Nueva York.[35]

Manospondylus

Edward Drinker Cope encontró en 1892 dos vértebras parciales de *Tyrannosaurus rex*, una de las cuales se encuentra perdida, y llamó a la especie *Manospondylus gigas*. Osborn reconoció las similitudes entre *M. gigas* y *T. rex* ya en 1917, pero, debido a la pobre naturaleza de los restos vertebrales de *Manospondylus*, no pudo sinonimizarlos.[36]

Cráneo tipo de *Tyrannosaurus rex*, del Museo Carnegie de Historia Natural. Está reconstruido en forma incorrecta tomando como modelo uno de *Allosaurus* ya que se encontraba incompleto.

En junio de 2000, un equipo del Instituto Black Hills localizó la ubicación de *M. gigas* en Dakota del Sur y desenterró nuevos huesos de *Tyrannosaurus* en dicho lugar. Los investigadores concluyeron que se trataba del mismo individuo y que los restos eran idénticos a los de *Tyrannosaurus rex*. De acuerdo con las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), el sistema que gobierna los nombres científicos de los animales, *Manospondylus gigas* debería haber tenido prioridad sobre *Tyrannosaurus rex* por haber sido utilizado primero. Sin embargo la cuarta edición de la ICZN, que empezó a tener efecto el 1 de enero de 2000, estableció una excepción[37] que permite seguir considerando a *Tyrannosaurus rex* como el nombre válido. Si alguien lo desafiase ante la ICZN, cosa que todavía no ha ocurrido, muy probablemente sería considerado un *nomen protectum* ("nombre protegido") y *Manospondylus gigas* sería considerado *nomen oblitum* ("nombre olvidado").[38]

1940-1990

Varios esqueletos más de *Tyrannosaurus rex* fueron descubiertos hasta finales de la década de 1980. El cráneo de *Nanotyrannus*, muchas veces considerado un *T. rex* juvenil, fue recuperado de Montana en 1942. En 1966, un grupo de trabajadores del Museo Americano de Historia Natural bajo la dirección de Harley Garbani descubrió un cráneo completo de *T. rex* maduro (LACM 23844). Cuando fue mostrado en Los Ángeles, LACM 23844 se convirtió en el mayor cráneo expuesto de *T. rex* en todo el mundo. Garbani siguió descubriendo muchos esqueletos durante más de una década, incluyendo LACM 23845, el holotipo de "Albertosaurus" *megagracilis*, muchos de los cuales son mantenidos en la colección del Museo de Paleontología de la Universidad de California en Berkeley (California). Otros cráneos y esqueletos parciales fueron descubiertos en Dakota del Sur y Alberta (Canadá) a principios de la década de 1980.[39]

Hasta 1987, los restos de *Tyrannosaurus rex* eran escasos.[39] Sin embargo, en las décadas de 1980-1990 se ha presenciado el descubrimiento y la descripción de alrededor de una docena de especímenes adicionales. El primero fue un *Tyrannosaurus* apodado «Stan» en honor al paleontólogo aficionado Stan Sacrison, que se encontró en la Formación Hell Creek cerca de Buffalo (Dakota del Sur) en la primavera de 1987. Después de 30 000 horas de excavación y preparación, surgió un esqueleto completo al 65 % que ahora se expone en el Museo Black Hills de Historia Natural en Hill City (Dakota del Sur). Este *Tyrannosaurus*, cuyo nombre de

inventario es BHI 3033, presenta muchas patologías en sus huesos, incluyendo fracturas en costillas y cuello que luego sanaron y un espectacular agujero en la parte trasera de su cabeza, del tamaño de un diente de *Tyrannosaurus*.[40]

Sue, *Tyrannosaurus* del Field Museum, Chicago.

Susan Hendrickson, paleontóloga amateur, descubrió el esqueleto fósil de *T. rex* más completo (más del 85 %) y de mayor tamaño conocido hasta ahora, en la Formación de Hell Creek cerca de Faith (Dakota del Sur), el 12 de agosto de 1990. El ejemplar se apodó «Sue» en honor a su descubridora. Sobre la propiedad de ese espécimen de *T. rex* se entabló una enconada batalla legal. En 1997 esta se resolvió a favor de Maurice Williams, dueño original del terreno en el que se halló, y la colección fósil se vendió en subasta por $7,6 millones de dólares. Actualmente el esqueleto se ha vuelto a montar y se expone en el Museo Field de Historia Natural, en Chicago. El estudio de los huesos fosilizados de «Sue» muestra que el individuo alcanzó su tamaño completo a los 19 años de edad y murió 9 años después, viviendo en total 28 años de edad.[30] Se han descubierto otros dos fósiles de *T. rex* en la misma cantera en la que se encontró a «Sue», un subadulto y un juvenil; lo cual indica que *T. rex* quizá viviera en manadas u otra clase de grupos. Las primeras especulaciones de que «Sue» pudo haber muerto por una mordedura en la parte posterior de la cabeza no han podido ser confirmadas. Muchos estudios posteriores han mostrado muchas patologías, pero no se han encontrado marcas de mordeduras.[41] El daño en la parte posterior del cráneo pudo haber sido causado por aplastamiento *post mortem*. Algunas especulaciones indican que «Sue» pudo haber muerto de hambre después de contraer una infección parasitaria por comer carne putrefacta. La parasitosis resultante habría causado inflamación en la garganta, impidiendo en última instancia que «Sue» pudiera ingerir alimento. Esta hipótesis es apoyada por los agujeros finos y lisos en su cráneo, que son similares a los causados en los pájaros modernos que contraen el mismo tipo de parásito.[42]

Últimos hallazgos

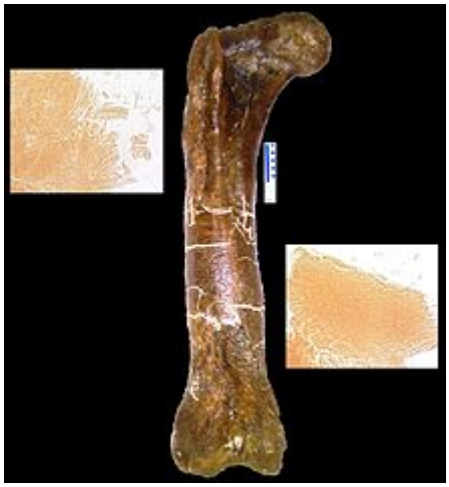
Posible estrategia reproductiva del *Tyrannosaurus rex*. Expuesto en el MUJA.

En el verano boreal de 2000, Jack Horner descubrió cinco especímenes de *Tyrannosaurus* cerca de la Reserva de Fort Peck en Montana. Uno de estos esqueletos, apodado «C. rex», fue reportado como el mayor *Tyrannosaurus* jamás encontrado.[43]

En 2001, el 50 % del esqueleto de un ejemplar juvenil de tiranosaurio fue descubierto en la Formación de Hell Creek en Montana por un equipo de investigadores del Museo Burpee de Historia Natural de Rockford (Illinois). Apodado "Jane", el hallazgo fue inicialmente considerado el primer esqueleto conocido del pequeño tiranosáurido nanotirano pero una investigación posterior reveló que el fósil pertenecía a un ejemplar juvenil de tiranosaurio. Este espécimen es el ejemplar juvenil más completo y mejor preservado hallado hasta la fecha. Jane ha sido examinada por Jack Horner, Peter Larson, Robert Bakker, Gregorio Erikson y varios otros paleontólogos de renombre debido a la circunstancia única que constituye la edad del ejemplar en el momento de su muerte. Jane está actualmente en exposición en el Museo Burpee de Historia Natural en Rockford (Illinois).

En 2005 se anunció la recuperación de tejido blando de la cavidad medular de un hueso de la pata fosilizada de un *T. rex*, que databa aproximadamente de hace 68 millones de años.[44] El hueso había sido roto intencionadamente aunque con renuencia para ser enviado y no fue conservado de la manera habitual porque su descubridora estaba deseando investigar el tejido blando. Designado como el espécimen MOR 1125 del

Museo de las Rocosas, el dinosaurio había sido desenterrado previamente en la Formación de Hell Creek. Se pudieron reconocer vasos sanguíneos flexibles y bifurcados y el tejido de la fibrosa pero elástica matriz del hueso. Además, se encontraron microestructuras parecidas a las células de la sangre dentro de la matriz y los vasos sanguíneos. Las estructuras son semejantes a las células y vasos sanguíneos del avestruz actual. Sin embargo, ya que este material parece haber sido conservado por un proceso desconocido y distinto al de la fosilización normal, los investigadores tienen cuidado de no afirmar que este se trate de material original del dinosaurio.[45]



Fémur del espécimen MOR 1125 de *T. rex*, del cual se obtuvieron la matriz desmineralizada y péptidos (en los recuadros).

Modelo de *Tyrannosaurus rex* basado en los últimos hallazgos, de que poseía una complexión robusta con protoplumas.

Un equipo científico ha afirmado que realmente se encontró en el interior del hueso de tiranosaurio no era tejido original sino una biopelícula pegajosa creado por bacterias que cubrían los huecos ocupados originalmente por vasos sanguíneos y células.[46] Sin embargo no hay evidencia de que una biopelícula pueda producir ramificaciones y tubos huecos como las observadas en este caso.[47]

Si resultase ser el material original, cualquier proteína sobreviviente podría usarse para estimar indirectamente algunos de los contenidos del ADN (ácido desoxirribonucleico) de los dinosaurios involucrados, porque cada proteína se crea típicamente por un gen específico. La ausencia de hallazgos anteriores puede ser meramente consecuencia de que los paleontólogos asumían que la conservación del tejido era imposible, y simplemente no lo observaron. Desde este hallazgo, se han encontrado otros dos tiranosaurios y un hadrosaurio que presentaban este tipo de estructuras y tejidos blandos.[48] [49] La investigación sobre algunos de los tejidos involucrados ha sugerido que las aves están más cerca de los tiranosaurios en el árbol evolutivo que de otros animales modernos.[50]

En 2006 la Universidad Estatal de Montana reveló que estaba en posesión del mayor cráneo de tiranosaurio hallado hasta ahora. Descubierto en los años 1960 y recientemente reconstruido, el cráneo mide 149,9 centímetros (59 pulgadas) de largo; comparado con el cráneo de «Sue» (140,7 cm, es decir 55,4 pulgadas) es un 6,5 % mayor.[21] [51]

A pesar de que se conocen numerosos esqueletos, solo un rastro de huellas ha sido bien documentado, en el Rancho Philmont Scout al noreste de Nuevo México. Fueron descubiertas en 1983 e identificadas y documentadas en 1994.[52]

Clasificación

Tyrannosaurus es el género tipo, mundialmente aceptado, de la superfamilia *Tyrannosauroidea*, la familia *Tyrannosauridae* y la subfamilia *Tyrannosaurinae*. La subfamilia *Tyrannosaurinae* incluye a *Daspletosaurus* de América del Norte y a *Tarbosaurus* de Asia;[53] [54] los cuales son, ocasionalmente, clasificados dentro del género *Tyrannosaurus*.[55] Los tiranosáuridos fueron considerados durante mucho tiempo como los descendientes de grandes terópodos anteriores como los megalosáuridos y los carnosaurios pero actualmente se les encuadra entre los celurosaurios, que son generalmente más pequeños.[56]

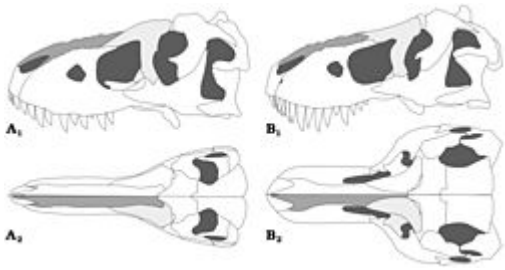


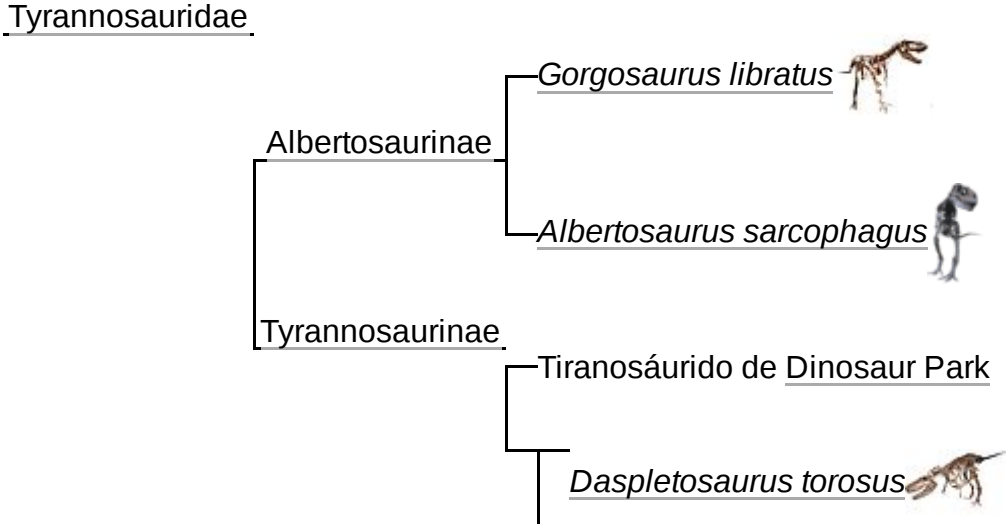
Diagrama que muestra las diferencias entre los cráneos de *Tarbosaurus* (A) y de *Tyrannosaurus* (B).

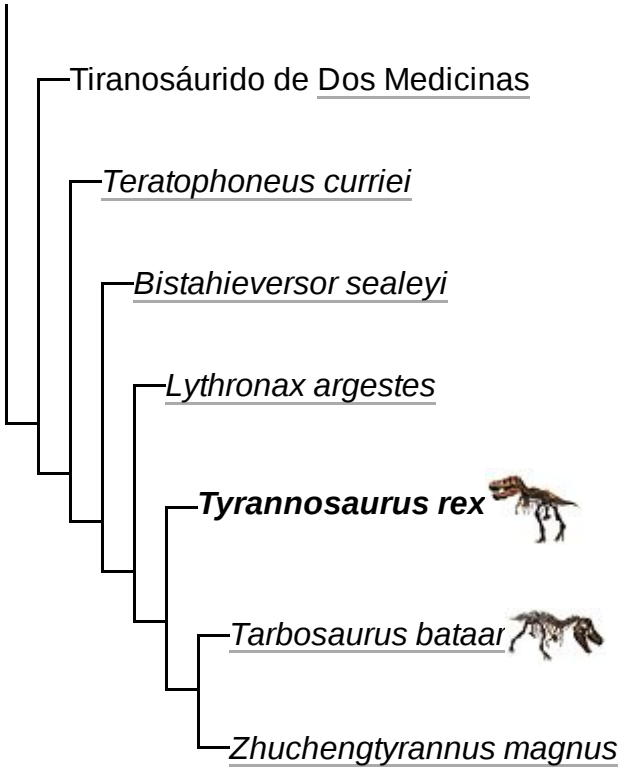
En 1955 el paleontólogo soviético Evgeny Maleev nombró a *Tyrannosaurus bataar* como una nueva especie de Mongolia.[57] En 1965 esta especie fue renombrada *Tarbosaurus bataar*.[58] A pesar del cambio de nombre, *Tarbosaurus* de Mongolia a veces es clasificado dentro del género *Tyrannosaurus* como *T. bataar*, aunque la mayor parte de los especialistas de tiranosaurios, como Tom Holtz, ven suficientes diferencias entre esas dos especies como para asegurar que se trata de géneros separados,[54] mientras que otros lo consideran la especie asiática de *Tyrannosaurus*.[56] [59] [60] Una reciente descripción del cráneo de *Tarbosaurus bataar* ha mostrado que es más estrecho que el de *Tyrannosaurus rex* y que durante la mordida, la distribución de las tensiones en los huesos del cráneo eran muy distintas, siendo más cercana a la de *Alioramus*, otro tiranosáurido asiático.[61] Un reciente análisis cladístico encontró que *Alioramus*, y no *Tyrannosaurus*, es el taxón hermano de *Tarbosaurus*, lo que sugiere que *Tarbosaurus* y *Tyrannosaurus* deben permanecer separados.[53]

Cráneo holotipo de *Nanotyrannus lancensis*, posible ejemplar juvenil de *Tyrannosaurus*.

Otros fósiles de tiranosáuridos encontrados en las mismas formaciones que *Tyrannosaurus rex* han sido originalmente atribuidos a diferentes taxones, como *Aublysodon* y *Albertosaurus megagracilis*,[55] que fue llamado posteriormente *Dinotyrannus megagracilis* en 1995.[62] Sin embargo, en la actualidad estos fósiles son universalmente considerados como ejemplares juveniles de *Tyrannosaurus rex*.[63] Un cráneo pequeño pero muy completo encontrado en Montana, de 60 centímetros de largo, puede ser una excepción. Originalmente, este cráneo fue clasificado como una especie de *Gorgosaurus* (*G. lancensis*) por Charles W. Gilmore en 1946,[64] pero posteriormente le fue asignado a su propio género, *Nanotyrannus*.[65] Las opiniones sobre la validez de *N. lancensis* están divididas. Muchos paleontólogos consideran que el cráneo pertenece a un ejemplar juvenil de *Tyrannosaurus rex*.[66] Existen diferencias menores entre los dos, incluyendo un mayor número de dientes en *N. lancensis*, lo que ha llevado a los científicos a recomendar que ambos géneros se mantengan separados, hasta que nuevos descubrimientos ayuden a clarificar estas cuestiones.[54] [67]

A continuación se muestra el cladograma de Tyrannosauridae basado en el análisis filogenético realizado por Loewen *et al.* en 2013.[68]





Especies

Un gran número de especies inválidas de *Tyrannosaurus* ha sido reclasificado bien como *T. rex* bien como *Tarbosaurus*. La lista es la siguiente:

- *T. amplus* (Marsh, 1892) nomen dubium (originalmente *Aublysodon*) especie no válida, ahora *Aublysodon amplus*.
- *T. bataar* (Maleev, 1955) especie no válida, ahora *Tarbosaurus bataar*.
- *T. efremovi* (Maleev, 1955) (originalmente *Tarbosaurus*) especie no válida, ahora *Tarbosaurus efremovi*.
- *T. gigantus* (1990) nomen nudum, especie no válida, ahora *Tyrannosaurus rex*.
- *T. imperiosus* (Osborn, 1905) (originalmente *Dynamosaurus*) especie no válida, ahora *Tyrannosaurus rex*.
- *T. lancensis* (Gilmore, 1946) (originalmente *Gorgosaurus*) = *Tyrannosaurus rex*?
- *T. lancinator* (Maleev, 1955) (originalmente *Gorgosaurus*) especie no válida, ahora *Tarbosaurus bataar*.
- *T. lanpingensis* (Yeh, 1975) nomen dubium especie no válida, ahora *Tarbosaurus lanpingensis*.
- *T. luanchuanensis* (Dong, 1979) nomen dubium especie no válida, ahora *Tarbosaurus luanchuanensis*.
- *T. megagracilis* (Paul, 1988) (originalmente *Albertosaurus*) = *Tyrannosaurus rex*?
- *T. novojilovi* (Maleev, 1955) (originalmente *Gorgosaurus*) = *Tarbosaurus bataar*?
- *T. stanwinstonorum* (Pickering, 1995) nomen nudum especie no válida, ahora *Tyrannosaurus rex*.
- *T. torosus* (D. A. Russell, 1970) (originalmente *Daspletosaurus*) especie no válida, ahora *Daspletosaurus torosus*.
- *T. turpanensis* (Zhai, Zheng & Tong, 1978) especie no válida, ahora *Tarbosaurus bataar*.

- Refiérase a *Tyrannosauridae* para una lista completa de tiranosaurios avanzados, como *Gorgosaurus*, *Albertosaurus* y *Alectrosaurus*. Refiérase a *Tyrannosauroidea* para una discusión de tiranosaurios primitivos, tales como *Dilong*, *Guanlong* y *Eotyrannus*.

Paleoecología

El tiranosaurio vivía en todo el occidente de Norteamérica, desde Alberta (Canadá), hasta Coahuila en México,[69] justo antes de que los dinosaurios se extinguieran. Normalmente *T. rex* habitaba en planicies de inundación y bosques subtropicales donde acechaba a sus presas, en zonas demarcadas por ríos, lagos y bosques exuberantes llenos de cicadáceas, helechos, plantas florecidas y árboles como las coníferas, sicomoros y araucarias.

Antigua representación de *T. rex* (con una postura incorrecta, ver más abajo) en su hábitat natural. Dibujo de Charles R. Knight.

Tyrannosaurus (izquierda), y otros animales de la Formación Hell Creek

En la época de *T. rex*, Norteamérica presentaba un paisaje natural con elementos que resultarían familiares para el observador actual y otros extraños. Las tortugas de cuero, los cocodrilos, los lucios (*Esocidae*), y los peces pipa (*Lepisosteidae*) que vivieron en esa época eran bastante similares a los que se pueden encontrar hoy. Las ranas y los lagartos varanos eran otros animales comunes. Los helechos, colas de caballo, palmas, magnolias, álamos y arbustos eran algunas de las plantas dominantes; los pastos y hierbas ya se habían desarrollado, pero no estaban aún extendidas. Las coníferas como sequoias, araucarias, pinos, y cipreses eran comunes. *T. rex* probablemente vivió en muchos hábitats diferentes debido a su amplio radio de acción, pero muchos de los yacimientos fósiles en donde normalmente se encuentran sus esqueletos parecen haber sido bosques subtropicales y húmedos. Otros habitantes del paisaje son menos familiares y carecen de semejanza con la fauna actual. Los pterosaurios gigantes, como *Quetzalcoatlus*, planeaban y volaban en los cielos, con envergaduras de alas de más de 12 metros. Otros terópodos, incluyendo a los dromeosáuridos, troodóntidos y ornitomímidos, podrían haber medido menos de 4 o 5 metros de largo. Las manadas de ceratópsidos como los tricerátopos y torosaurios, y de hadrosaurios como los hadrosaurios y edmontosaurios, vagaban por la tierra, mientras aves dentadas volaban en los bosques y nadaban en las orillas de los mares (*Hesperornis*). Otros dinosaurios herbívoros contemporáneos fueron el acorazado anquilosaurios, los "cabeza-duras" paquicefalosaurios y estigimoloch y pequeños ornitópodos como el bugenasaura y el tescelosaurio. Los mamíferos, predominantemente multituberculados y marsupiales eran todavía pequeños, animales nocturnos que se asemejaban mucho a las ratas y musarañas de hoy, como *Ptilodus* y *Meniscoessus*; aunque había géneros excepcionales que parecían ya un poco mayores y desarrollados, como *Taeniolabis*.

Se cree que *Tyrannosaurus* necesitaba extensos radios de acción para su alimentación, debido a la retirada de la Vía Marítima Interior Occidental de Norteamérica, hace 69 millones de años, lo cual incrementó el tamaño del rango de alimento.[70]

Paleobiología

Postura

Recreación de un *Tyrannosaurus rex* basado en los últimos estudios, con la postura correcta

El tiranosaurio, al igual que todos los terópodos, era bípedo. Sus patas estaban dotadas de un tejido almohadillado que también funcionaba como un resorte. Los huesos largos de las patas estaban fusionados entre sí para transmitir las fuerzas generadas por sus fuertes pisadas, por las piernas, hacia el resto del cuerpo.

Tyrannosaurus rex (réplica del espécimen BHI 3033, o "Stan") en el Real Instituto Belga de Ciencias Naturales en Bruselas, Bélgica

Al igual que muchos otros dinosaurios bípedos, en los siglos XIX y XX *Tyrannosaurus rex* fue descrito erróneamente con tres puntos de apoyo en el suelo, con el cuerpo a 45 grados o menos en postura vertical y la cola arrastrando por el suelo, de modo similar a un canguro. Este concepto data de 1865 cuando Joseph Leidy realizó la reconstrucción de *Hadrosaurus*, la primera descripción de un dinosaurio en una postura bípeda.[71] Henry Fairfield Osborn, expresidente del Museo Americano de Historia Natural (AMNH) en Nueva York, creyó que la criatura podría colocarse en posición vertical y reforzó aún más esta idea cuando el primer esqueleto completo de *Tyrannosaurus rex* fue expuesto al público en 1915. Se mantuvo en esta posición vertical durante casi un siglo, hasta que fue desmantelado en 1992.[72] En 1970, los científicos se dieron cuenta de que esta postura era incorrecta ya que no podría haber sido mantenida por un animal vivo, habría dado lugar a la dislocación o debilitamiento de varias articulaciones, incluyendo las caderas y la articulación entre la cabeza y la columna vertebral.[73] El montaje inexacto ha inspirado muchas representaciones similares en películas y pinturas, como el mural *La edad de los reptiles* en el Museo Peabody de la Universidad de Yale.[74] Esto sucedió hasta la década de 1990, cuando películas como *Parque Jurásico* presentaron una postura más exacta al público en general. Las representaciones modernas de *T. rex* en los museos, el arte y el cine muestran su cuerpo aproximadamente paralelo al suelo y la cola extendida por detrás para equilibrar la cabeza.[55]

Extremidades superiores

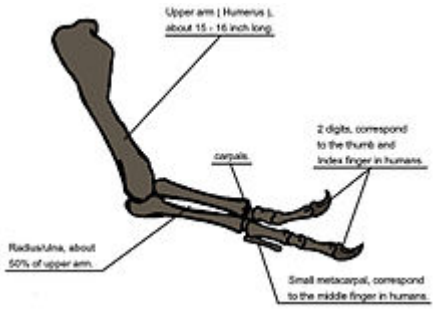


Diagrama que ilustra la anatomía del brazo

Las extremidades superiores de los tiranosaurios eran relativamente pequeños en comparación con el resto del cuerpo pero no eran órganos vestigiales, ya que presentaban grandes áreas para la inserción de los músculos, lo que les brindaba considerable fuerza. Tenían dos dedos y no tres como se creyó erróneamente hasta 1989, cuando se produjo el hallazgo de patas delanteras relativamente completas de *Tyrannosaurus rex*, perteneciente a MOR 555, el "Wankel rex".[35] Los restos de «Sue» también incluyen patas delanteras completas.[18]

Cuando se descubrió el primer ejemplar de *Tyrannosaurus rex*, no se hallaron las extremidades superiores.[75] Para completar el esqueleto original, que fue montado para ser mostrado al público, Osborn sustituyó esa parte restante por los «brazos» con tres dedos de un *Allosaurus*.[36] Sin embargo, en 1914, Lawrence Lambe describió una pata delantera de dos dedos para el estrechamente relacionado *Gorgosaurus*.[76]

La función de las extremidades superiores es objeto de discusión. En 1906 Osborn especuló que podrían haber servido para atrapar a la pareja durante la copulación.[77] También se ha sugerido que los miembros anteriores se utilizaron para ayudar a los animales a levantarse de una posición de decúbito esternal.[73] Otra posibilidad

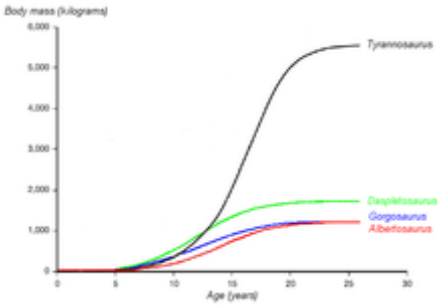
es que los miembros anteriores sujetaran a la presa durante la lucha, mientras las enormes mandíbulas del tiranosaurio la mataban. Esta hipótesis se apoya en el análisis biomecánico.

Los huesos de las extremidades anteriores de *Tyrannosaurus rex* presentan un hueso cortical muy grueso, que indica que se desarrollaron para soportar cargas pesadas. El músculo bíceps braquial de un *Tyrannosaurus rex* adulto era capaz de levantar 199 kg por sí solo, número que aumentaría al actuar con otros músculos, como el músculo braquial. Por otra parte, el antebrazo de *Tyrannosaurus* tenía una libertad de rotación limitada, con el hombro y codo permitiendo giros de sólo hasta 40 y 45 grados, respectivamente. En comparación, las mismas dos articulaciones en *Deinonychus* permitían movimientos de hasta 88 y 130 grados, respectivamente, mientras que un brazo humano puede girar 360 grados en el hombro y moverse alrededor de 165 grados a nivel del codo. Los pesados huesos de las patas delanteras, la fuerza extrema de sus músculos y la rotación limitada pueden indicar un sistema evolucionado para mantenerse firme a pesar de las tensiones provocadas por una presa que forcejea por liberarse.[78]

T. rex podría haber usado sus patas delanteras para levantarse después de haber estado en una postura de descanso, como se ve aquí

Crecimiento

La identificación de varios ejemplares juveniles de tiranosaurio ha permitido a los científicos documentar los cambios ontogénicos en la especie, estimar su esperanza de vida y determinar con qué rapidez crecían estos animales. El ejemplar más pequeño conocido, LACM 28471, el «terópodo Jordan», se estima que sólo pesaba 30 kg, mientras que el de mayor tamaño, FMNH PR2081 apodado «Sue», probablemente pesase más de 5400 kg. El análisis histológico de los huesos de LACM 28471 mostró que sólo tenía dos años cuando murió, mientras que «Sue» tenía 28 años, una edad que podría ser cercana al máximo de la especie.[13]



Curva de crecimiento de *T. rex* comparada con la de otros tiranosáuridos. Basada en Erickson *et al.* (2004).

La histología también ha permitido calcular la edad de otros ejemplares. Las curvas de crecimiento pueden desarrollarse trazando la masa corporal de diferentes especímenes frente a su edad. La curva de crecimiento para *Tyrannosaurus rex* tiene forma de S. Los jóvenes no pasan de 1800 kg hasta aproximadamente los 14 años de edad, cuando el tamaño del cuerpo comienza a aumentar dramáticamente. Durante esta fase de crecimiento rápido, un joven tiranosaurio debía ganar un promedio de 600 kg al año durante los próximos cuatro años. A los 18 años de edad, la curva se vuelve casi horizontal, lo que indica un frenazo drástico del crecimiento. Por ejemplo, solo 600 kg separan los 28 años de edad de «Sue» de los 22 años de un ejemplar canadiense, el RTMP 81.12.1.[13] Otro estudio histológico reciente realizado por científicos diferentes corrobora estos resultados, encontrándose que el crecimiento rápido comenzaba a frenarse alrededor de los 16 años de edad.[79] Este repentino cambio en la tasa de crecimiento podría ser signo de madurez física, una hipótesis que es apoyada por el descubrimiento de tejido medular en el fémur de un tiranosaurio de 16 a 20 años de edad, de Montana, MOR 1125, también conocida como «B-rex». El tejido medular se encuentra solo en las hembras de aves durante la ovulación, lo que indica que «B-rex» podría ser una hembra en su edad reproductiva.[80] La edad de B-rex ha sido estimada en unos 18 años.[81] Otros tiranosáuridos presentan curvas de crecimiento similares, aunque con menores tasas de crecimiento que resultan en tamaños más pequeños en la edad adulta.[82]

Más de la mitad de los ejemplares conocidos de tiranosaurio parecen haber muerto menos de seis años después de alcanzar la madurez sexual, un patrón que se observa también en otros tiranosáuridos y actualmente en algunos mamíferos y aves grandes de larga vida. Estas especies se caracterizan por altas tasas de mortalidad infantil, seguidas de una mortalidad relativamente baja entre los jóvenes. La mortalidad aumenta de nuevo después de la madurez sexual, en parte debido a las tensiones de la reproducción. Un estudio sugiere que la escasez de fósiles juveniles de *Tyrannosaurus rex* se debe en parte a las bajas tasas de mortalidad juveniles. Sin embargo, esta escasez también podría deberse a lo incompleto del registro fósil o también al sesgo de los recolectores hacia ejemplares fósiles más grandes y espectaculares.[82]

Esqueleto fósil de *Tyrannosaurus rex* en el Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsoniano, Washington, DC.

Dimorfismo sexual

Existen dudas sobre la existencia de dimorfismo sexual, es decir diferencias físicas externas significativas entre machos y hembras, en *Tyrannosaurus*.

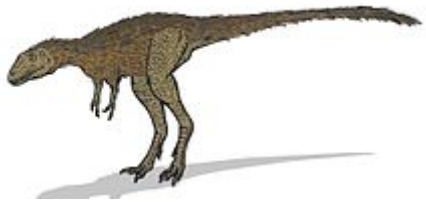
En los años 1990 el aumento del número de ejemplares descubierto permitió analizar las diferencias entre individuos y descubrir lo que parecían ser dos tipos de conformaciones distintas, llamados morfotipos: uno denominado «robusto», construido sólidamente, y el otro denominado «grácil». Se creyó que el morfotipo «robusto» podría ser propio de las hembras ya que la mayor amplitud de su pelvis podría haber servido para permitir el paso de los huevos.[83] Además, se consideró que la morfología «robusta» estaba correlacionada con un cheurón reducido en la primera vértebra de la cola, algo que en aquella época se pensaba erróneamente que en el caso de los cocodrilos también facilitaba la salida de los huevos.[84]

En los últimos años, los argumentos a favor de dimorfismo sexual se han debilitado. En 2005 se informó de que las afirmaciones anteriores sobre dimorfismo sexual en la anatomía del cheurón de los cocodrilos eran erróneas.[85] Por otra parte se encontró un cheurón de tamaño natural en la primera vértebra de la cola de «Sue», un individuo muy robusto, lo que indica que de todos modos esta característica no puede utilizarse para diferenciar los dos morfotipos de *Tyrannosaurus rex*. Como los ejemplares de esta especie se han encontrado en un amplio espacio geográfico que va de Saskatchewan (Canadá) a Nuevo México (sudoeste de los Estados Unidos), podría ser que las diferencias morfológicas entre individuos sean debidas a la variación geográfica en lugar de al dimorfismo sexual. Las diferencias también podrían estar relacionadas con la edad, siendo los ejemplares robustos los animales más viejos.[18]

Solo se ha podido determinar de manera concluyente el género (hembra o macho) de un único ejemplar de *Tyrannosaurus*: el apodado «B-rex». Se ha identificado parte del tejido blando preservado dentro de sus huesos como tejido medular, un tejido especializado encontrado exclusivamente en las aves modernas, como fuente de calcio para la producción de la cáscara de huevo durante la ovulación. Puesto que sólo las hembras ponen huevos, el tejido medular solo se encuentra naturalmente en las hembras, aunque los machos son capaces de producir cuando son inyectados con hormonas reproductivas femeninas como el estrógeno. Esto sugiere fuertemente que «B-rex» era una hembra, y que murió durante la ovulación.[80] La investigación reciente ha demostrado que el tejido medular no se encuentra en cocodrilos, que se cree que son los parientes vivos más cercanos de los dinosaurios, además de las aves. La presencia compartida de tejido medular en las aves y los dinosaurios terópodos es una prueba más de la estrecha relación evolutiva entre los dos.[86]

Piel y plumas

A la fecha (2019), no existen pruebas directas ni a favor ni en contra de que *T. rex* haya tenido plumas. Sin embargo, muchos de sus parientes próximos sí las tenían y los científicos reconocen la posibilidad de que ellos también las tuvieran. [87] Se han encontrado restos de pequeños celurosaurianos, el grupo de dinosaurios al que pertenecen los tiranosaurios, en la Formación Yixian de Liaoning (China), que presentaban plumas penáceas o un antiguo pelaje de «protoplumas», lo que sugiere la posibilidad de que los tiranosáuridos también pudieran haber tenido plumas. El tiranosauroide antiguo *Dilong paradoxus*, descubierto en la misma formación, también mostró filamentos de protoplumas en la cola.[88] Sin embargo, impresiones de la piel de tiranosaurios adultos de Alberta y Mongolia parecen mostrar las escamas escaladas típicas de otros dinosaurios.[89] Se ha emitido la hipótesis de que la presencia de plumas o de escamas podría ser función del tamaño del animal o de su ubicación geográfica. En climas fríos las plumas habrían sido útiles como aislamiento térmico, pero no en climas cálidos. Del mismo modo, una cubierta de plumas habría sobrecalentado a los animales más voluminosos, ya que en los animales de sangre caliente la cantidad de calor generada es función del volumen del animal mientras que su refrigeración es función de la superficie exterior, y el cociente superficie / volumen disminuye cuanto mayor es el tamaño del animal. Es posible que *T. rex* presentará plumas o protoplumas en otras regiones del cuerpo pero, tal como ocurre con el pelo de los elefantes y rinocerontes modernos, en áreas reducidas. Las protoplumas podrían haberse perdido durante la evolución de los tiranosáuridos grandes como *Tyrannosaurus*, especialmente en climas cálidos del Cretácico.[90]



Reconstrucción de un *Tyrannosaurus* joven, representado con plumas filamentosas.

Recreación de *Tyrannosaurus rex* con plumas, basado en el espécimen AMNH 5027.

Termorregulación

No está claro si los tiranosaurios eran ectotérmicos, es decir de «sangre fría», o endotérmicos, de «sangre caliente».

Hasta los años 1960 se pensaba que los tiranosaurios, y la mayoría de los dinosaurios, eran ectotérmicos, de «sangre fría», con un metabolismo de reptil. A partir de entonces científicos como Robert T. Bakker y John Ostrom sostuvieron que los tiranosaurios debieron haber sido endotérmicos, de "sangre caliente", lo que implica un estilo de vida muy activo.[91] [92] [11] Los paleontólogos siguen tratando de determinar la capacidad de *Tyrannosaurus* para regular su temperatura corporal. Las altas tasas de crecimiento de los jóvenes *Tyrannosaurus rex*, medidas por análisis histológico, son comparables a las de mamíferos y aves y apoyan por tanto la hipótesis de un metabolismo alto.[79]

Las proporciones de isótopos de oxígeno en los huesos fosilizados se utilizan a veces para determinar la temperatura a la que se depositan en el hueso, ya que la relación entre ciertos isótopos se correlaciona con la temperatura. Un estudio de huesos de tiranosaurio encontró que las proporciones de isótopos indicaban una diferencia de temperatura de no más de 4 a 5 °C entre las vértebras del tronco y la tibia de la pierna. Este rango pequeño de temperatura entre el núcleo del cuerpo y las extremidades fue usado por el paleontólogo Reese Barrick y el geoquímico William Showers para indicar que *Tyrannosaurus rex* mantenía una temperatura constante del cuerpo, homeotermia y que disfrutaban de un metabolismo intermedio entre el de los reptiles ectotérmicos y el de los mamíferos endotérmicos.[93] Otros científicos han señalado, sin embargo, que la proporción de isótopos de oxígeno en los fósiles de hoy no presenta necesariamente la misma relación que en el pasado distante, y puede haber sido alterada durante o después de fosilización, en el proceso llamado diagénesis.[94] Barrick y Showers han defendido sus conclusiones en trabajos posteriores, encontrando resultados similares en otro dinosaurio terópodo de un continente diferente y separado decenas de millones de

años, *Giganotosaurus*.[95] Los dinosaurios ornitisquios también mostraron evidencia de homeotermia, mientras que los varanos de la misma formación no.[96] Aunque *Tyrannosaurus rex* muestre indicios de homeotermia, ello no significa necesariamente que sea endotérmico. La termorregulación pueden también explicarse por gigantotermia, como ocurre en algunas especies de tortugas marinas actuales.[97] [98]

Locomoción

La pata derecha de *T. rex* (lateral) fotografiada en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Oxford.

El tiranosaurio tenía unas patas bastante largas pero existe desacuerdo sobre con qué rapidez podría desplazarse. Algunos científicos piensan que en los animales pesados las patas que están ubicadas debajo del cuerpo son como pilares, con huesos grandes para soportar el peso pero que no les permiten correr. Los cálculos oscilan entre una velocidad pausada de 5 km/h y una muy rápida de 19 km/h. Los científicos que consideran que *T. rex* se movía rápidamente indican que sus patas eran semejantes a las de ornitomímidos tan veloces como el estrutiomimo. Un estudio reciente concluyó sin embargo que *T. rex* no tenía suficiente masa muscular en las piernas como para ser tan veloz, lo que hacía era caminar dando zancadas de 4 m por cada paso dándole una velocidad de 19 km/h.[*cita requerida*] Se han encontrado muchas huellas de pisadas de terópodos caminando pero hasta ahora ninguna de terópodos corriendo. Esto impide calcular su velocidad y por otra parte podría indicar que en efecto no eran capaces de correr.[99]

Los bípedos tienen mayor riesgo de caerse, si durante un arranque se tropiezan, y no pueden acomodar sus patas debajo del cuerpo. Las caídas eran muy peligrosas para *T. rex* porque la cabeza recorría más de 3 m en el desplome, y las patas delanteras no podían detener su caída. Las avestruces tienen un problema similar, pero el riesgo de caída de un avestruz o de otras aves corredoras es muchísimo menor que el que habría tenido un tiranosauro incluso siendo este depredador (si cazaba presas vivas). Si *T. rex* se caía duramente podía lesionarse e incluso morir. Unos investigadores calcularon que si un *T. rex* de seis toneladas corriera a una velocidad de 19 km/h y tropezara, golpearía el suelo con tanta fuerza que supondría la rotura de músculos y huesos, lo que le causaría la muerte. Pero otro equipo de investigadores dio una propuesta más aceptable. Se trata de la posibilidad de que *T. rex* se moviera entre los 7 y 19 km/h, parecida a la velocidad máxima de un elefante africano. Christiansen (1998) estima que los huesos de la pierna de *Tyrannosaurus* no fueron significativamente más fuertes que los de los elefantes, que son relativamente limitadas en su velocidad máxima y nunca corren ya que no presenta la fase de aire, y por lo tanto propone que la velocidad máxima de los dinosaurios han sido cerca de 4 metros por segundo (19 km/h), lo que se refiere a la velocidad de un velocista humano. Pero también señaló que estas estimaciones dependen de muchos supuestos dudosos.[100]

Farlow y sus colegas (1995) han argumentado que un *Tyrannosaurus* pesó 5,4 toneladas a 7,3 toneladas que han sido gravemente o incluso fatalmente herido si había caído mientras se mueve con rapidez, ya que su torso se habría estrellado contra el suelo a una desaceleración de 6 g (seis veces la aceleración de la gravedad, o alrededor de 60 m/s y las patas delanteras pequeñas no podrían haber reducido el impacto.[14] Sin embargo, se conoce que las jirafas galopan a 50 kilómetros por hora, a pesar del riesgo de que se puedan romper una pierna o algo peor, llegando a ser mortal, incluso en un ambiente "seguro" como un zoológico.[101] [102] Por lo tanto, es muy posible que también *Tyrannosaurus* se trasladara rápidamente cuando fuera necesario y aceptaba tales riesgos.[103] [104]

La mayoría de las investigaciones recientes sobre la locomoción de *Tyrannosaurus* no son compatibles con una velocidad de 40 kilómetros por hora, es decir, ejecutando una moderada velocidad. Por ejemplo, un trabajo de 2002 en la revista *Nature*, utilizó un modelo matemático, validado por aplicación a 3 clases de seres vivientes: caimanes, aves y seres humanos. Más adelante se incluyeron otras ocho especies, incluyendo emúes y avestruces, para medir la masa del músculo de la pierna necesarios para una rápida ejecución de más de 40 km/h.[105] [106] Encontraron que proponer una velocidad máxima de más de 15 kilómetros por hora era inviable, porque requeriría músculos de las piernas muy grandes de aproximadamente más del 40-86 % de la masa total del cuerpo. Incluso velocidades moderadamente rápidas habrían requerido grandes músculos de la pierna. Esta discusión es difícil de resolver, ya que no se sabe cuán grandes eran los músculos de las piernas en *Tyrannosaurus*; si fueron pequeños, solo habría alcanzado 18 km/h, posiblemente apenas una velocidad apta para caminar o trotar.[106]

Un ave de seis toneladas habría necesitado músculos de las piernas que constituyeran casi el 100 % de su masa corporal para correr. Siendo realistas, *T. rex* tenía los músculos para correr a unos 18 km/h.[106]

En un estudio realizado en 2007 se emplearon modelos informáticos para calcular la velocidad de marcha, basados en los datos obtenidos directamente de los fósiles, y se concluyó que *Tyrannosaurus* tenía una velocidad máxima de avance de ocho metros por segundo. El promedio de un futbolista profesional sería un poco más lento, mientras que un velocista humano puede alcanzar los 4 metros por segundo (19 km/h). Hay que tener en cuenta que estos modelos de computadora predicen una velocidad máxima de 6 metros por segundo (21 km/h) para un pequeño *Compsognathus* de 3 kg, probablemente un individuo juvenil.[107] [108] [109]

Algunos argumentan que *Tyrannosaurus* era incapaz de correr, estimando la velocidad máxima en alrededor de 17 kilómetros por hora. Esta velocidad menor, sigue siendo superior a las de sus probables presas: hadrosáuridos y ceratopsianos.[106] Además, algunos defensores de la idea de que *Tyrannosaurus* era un depredador afirman que la velocidad de los tiranosaurios en persecución no es importante, ya que puede haber sido lento, pero aún más rápido que sus presas.[110] Sin embargo, Paul y Christiansen (2000) argumentaron que al menos los ceratopsianos más tardíos tuvieron patas delanteras en posición vertical y las especies más grandes pueden haber sido tan rápidas como los rinocerontes.[111] Heridas de mordedura curadas en los fósiles de ceratopsianos se interpretan como evidencia de ataques de tiranosaurios a ceratopsianos durante la vida. Esto pone en duda el argumento que *Tyrannosaurus* no tenía que ser rápido para atrapar a su presa, puesto que los ceratopsianos que vivieron junto a estos eran rápidos.[104]

Huellas

Atribuir determinada huella a un *Tyrannosaurus* es aventurado, debido a que los pies de los diferentes terópodos dejan todos huellas tridáctilas (de tres dedos) muy similares.[112] Sin embargo, se han asignado provisionalmente a *Tyrannosaurus* dos huellas fósiles aisladas.

La primera fue descubierta en Philmont Scout Ranch, Nuevo México, en 1983 por el geólogo estadounidense Charles Pillmore. Originalmente se pensó que pertenecían a un hadrosáurido, sin embargo el examen de la huella reveló una gran " huella de talón", desconocida en ornitópodos, y los indicios de lo que pudo haber sido el espolón, como cuarto dígito del pie de un tiranosaurio. La huella dio lugar a unos nuevos icnogénero e icnoespecie, *Tyrannosauripus pillmorei*, publicados en 1994 por Martin Lockley y Adrian Hunt. Estos autores

sugirieron que era muy probable que fuera hecha por un *Tyrannosaurus rex*, lo que la convertiría en la primera huella conocida de esta especie. La huella, de 83 centímetros de largo por 71 de ancho, se imprimió en lo que una vez fue el lecho fangoso de un humedal con vegetación.[113]

Posible huella en Nuevo México. Contramolde en relieve invertido (localizado en la cara inferior de un estrato).

Una segunda huella que pudo haber sido hecha por un *Tyrannosaurus* fue descubierta en 2007 por el paleontólogo británico Phil Manning, en la Formación Hell Creek de Montana y publicada en 2008 por Manning, Ott y Falkingham. Mide 72 centímetros de largo por 76 de ancho, más corta y algo más ancha que la descrita por Lockley y Hunt. Los posibles candidatos a la autoría de esta huella son *Tyrannosaurus* y *Nanotyrannus*, los únicos grandes terópodos conocidos en la Formación Hell Creek, si bien pudiera pertenecer a algún otro dinosaurio carnívoro aún desconocido.[114] [112]

Alimentación

Las grandes mandíbulas del tiranosaurio medían más de 1 m y estaban llenas de afilados y macizos dientes curvos de 19 cm. Mediante el uso de modelos musculoesqueléticos dinámicos, un estudio calculó que su fuerza de mordida fue, por mucho, la más poderosa estimada o registrada de cualquier animal terrestre, siendo capaces de ejercer una fuerza de presión de 3,6 a 5,8 toneladas.[115] Un pliosaurio, *Pliosaurus funkei*, un depredador marino encontrado en 2009 en el Ártico podría haber ejercido una presión cuatro veces mayor con su mordida, siendo uno de los pocos depredadores (sino el único) que pudieron superar en este ámbito a *T. rex*.[116] [117]

Mandíbula de tiranosaurio.

¿Carroñero o cazador?

El debate sobre si *Tyrannosaurus* era un depredador o un carroñero puro es tan antiguo como el debate sobre su locomoción. En 1917 se describió un esqueleto bien conservado de un pariente cercano de *Tyrannosaurus*, *Gorgosaurus*, y se concluyó que era un carroñero puro porque mostraba muy poco desgaste en los dientes,[118] por lo que también *Tyrannosaurus* podría haberlo sido. Este argumento ya no es tomado en serio actualmente porque los terópodos sustituyen los dientes continuamente. Desde el primer descubrimiento de la mayoría de los científicos han supuesto que *Tyrannosaurus* era un depredador. Ello no excluye que, al igual que los grandes depredadores modernos, los tiranosaurios limpiasen cadáveres encontrados fortuitamente o les robasen presas muertas a otros depredadores si se presentaba la oportunidad.[119] Jack Horner experto en hadrosáuridos es actualmente el principal defensor de la idea de que *Tyrannosaurus* era exclusivamente carroñero y no realizaba caza activa.[35] [120] [121] Horner ha presentado varios argumentos para apoyar su hipótesis:

- Las patas delanteras de *Tyrannosaurus* son cortas en comparación con las de otros depredadores conocidos, por lo que Horner afirma que no tenían la fuerza de agarre suficiente para aferrar a su presa.[122]
- *Tyrannosaurus* tenía bulbos olfatorios y nervios olfativos grandes en relación con su tamaño cerebral. Esto sugiere un sentido del olfato muy desarrollado,[123] con lo que podría detectar cadáveres a grandes distancias, como hacen los buitres actuales. Los opositores de la hipótesis del carroñero puro han usado el ejemplo de los buitres en el sentido contrario, argumentando que la hipótesis del carroñero es inverosímil porque los carroñeros puros

Un *Allosaurus* devorando carroña de un saurópodo. Dibujo de Charles R. Knight.

Réplica del cerebro de *T. rex*

modernos son sólo grandes aves planeadoras, que utilizan sus aguzados sentidos y la energía eficiente del planeo para cubrir amplias zonas con un gasto mínimo de energía.[124] Sin embargo, se ha calculado que un ecosistema tan productivo como el actual Serengeti podría proporcionar suficiente carroña para un gran terópodo carroñero, siempre y cuando fuesen de sangre fría. La ausencia de carroñeros terrestres en los ecosistemas modernos como Serengeti puede deberse a que las aves planeadoras ahora hacen el trabajo mucho más eficientemente, mientras que los terópodos grandes no se habrían enfrentado a esa competencia por su nicho ecológico.[125]

- Los dientes de *Tyrannosaurus* podían machacar huesos, y por lo tanto podía extraer un máximo de comida, médula ósea, de los restos de un animal, incluyendo las partes menos nutritivas. Karen Chin y sus colegas han encontrado fragmentos de hueso en coprolitos que atribuyen a tiranosaurios, pero señalan que los dientes de un *Tyrannosaurus* no estaban bien adaptados a masticar huesos de manera sistemática para extraer la médula, como hacen las hienas.[126]
- Dado que al menos algunas de sus presas potenciales corrían rápido, los indicios de que *Tyrannosaurus* caminaba en lugar de correr sugieren que era carroñero.[120] [127] Por el contrario, estudios recientes sugieren que *Tyrannosaurus*, aunque era más lento que los grandes depredadores terrestres modernos, bien pudo haber sido lo suficientemente rápido como para cazar ceratopsianos y hadrosáuridos grandes.[106] [110]

Otros indicios sugieren un comportamiento de cazador en *Tyrannosaurus*. Sus órbitas oculares están dispuestas de manera que los ojos miran hacia adelante, dándole una visión binocular ligeramente mejor que la de los halcones modernos. Horner también señaló que el linaje de *Tyrannosaurus* tenía una historia de constante mejora de la visión binocular. No es obvio por qué la selección natural habría favorecido esta tendencia a largo plazo si *Tyrannosaurus* hubiesen sido carroñeros puros, que no habrían necesitado la percepción avanzada de la perspectiva que proporciona la visión estereoscópica.[22] [23] En los animales modernos la visión binocular se halla principalmente en los depredadores pero no en exclusiva, ya que lemúridos y primates, entre otros no depredadores, también la poseen.

Un esqueleto del hadrosáurido *Edmontosaurus annectens* presenta en sus vértebras de la cola una lesión infligida por un *Tyrannosaurus* y curada luego. El hecho de que el daño sanase muestra que *Edmontosaurus* sobrevivió al ataque de un *Tyrannosaurus* durante su vida, es decir, *Tyrannosaurus* había intentado depredación activa.[128] Un hallazgo similar fue realizado en 2007 y fue descrito por David Burnham *et al.* en 2013 consistente de dos huesos fusionados de la cola de *Edmontosaurus* que tenían la punta de un diente de un *Tyrannosaurus* adulto incrustada en el hueso, con evidencia de crecimiento de hueso nuevo que se desarrolló alrededor del diente. Burnham y sus colegas sugirieron que este hadrosáurido sobrevivió al ataque del depredador y esto constituye una prueba definitiva de que *Tyrannosaurus* era un depredador.[129] [130] [131] [132] [133]

También hay evidencia de una interacción agresiva entre *Triceratops* y *Tyrannosaurus*, ya que aparecen marcas parcialmente curadas de dientes de *Tyrannosaurus* en el cuerno frontal y el escamoso, un hueso del volante del cuello, de un *Triceratops*; el cuerno mordido estaba roto, con un crecimiento de hueso nuevo en la fractura. No se sabe cuál fue la naturaleza exacta de la interacción, cualquiera de los dos animales podría haber

sido el agresor.[134] Al examinara al espécimen «Sue», el paleontólogo Peter Larson encontró una fractura sanada en el peroné y las vértebras de la cola, cicatrices en los huesos de la cara y un diente de otro *Tyrannosaurus* incrustado en una vértebra del cuello. De ser cierto, esto constituiría una fuerte evidencia de comportamiento agresivo entre *Tyrannosaurus*, pero no se sabe si fue competencia por el alimento, por parejas sexuales o canibalismo activo.[135] Sin embargo, la investigación más reciente de estas supuestas heridas ha demostrado que la mayoría son infecciones en lugar de lesiones o simplemente daños en los fósiles ocurridos después de la muerte, y las pocas lesiones reales son demasiado generales como para probar un conflicto entre individuos de la misma especie.[120] Un estudio de 2009 demostró que los agujeros en los cráneos de varios especímenes podrían haber sido causados por parásitos como las Trichomonas que normalmente infectan a las aves.

Restauración basada en el ejemplar MOR 980, con infecciones parasitarias que causaron unas cicatrices que en cráneos anteriores se habían explicado como señales de lucha.

Algunos investigadores sostienen que si *Tyrannosaurus* era un carroñero, otro dinosaurio tendría que haber ocupado el puesto ecológico de mayor depredador en el Cretácico superior en Laurasia. Las presas de mayor tamaño eran los marginocéfalos y ornitópodos. Los otros tiranosáuridos se parecen tanto a *T. rex* que sólo quedarían los pequeños dromeosáuridos como posibles principales depredadores. En este sentido, los partidarios de la hipótesis del carroñero puro argumentan que el tamaño y la fuerza de *Tyrannosaurus* habrían sido suficientes para robarles presas a depredadores más pequeños.[127] La mayoría de los paleontólogos aceptan que *Tyrannosaurus* era a la vez un activo depredador y un carroñero, como la mayoría de los grandes carnívoros.[136]

Los carnívoros modernos raras veces son estrictos depredadores o carroñeros. Los leones, por ejemplo, a veces comen hienas muertas y viceversa. El comportamiento depende de la disponibilidad de la presa, entre otros factores. Si los tiranosaurios eran carroñeros que practicaban cleptoparasitismo (robo de las presas cazadas por auténticos depredadores) su masa corporal habría sido un factor intimidante para ahuyentar a los depredadores; los depredadores coetáneos indiscutibles (por ejemplo los raptores) eran mucho más pequeños y veloces, por lo que la presencia de un carroñero gigante dotado de grandes dientes les habría hecho huir o retroceder.

Canibalismo

En 2010 se publicaron pruebas de canibalismo en el género *Tyrannosaurus*.[137] Se analizaron varios ejemplares de *Tyrannosaurus* que presentan en los huesos marcas de dentelladas atribuibles a otros tiranosaurios. Las marcas de dientes se hallan en el húmero, huesos del pie y metatarsos, y esto se consideró una prueba de comportamiento carroñero oportunista, y no de heridas causadas en combate intraespecífico (entre miembros de una misma especie). En una pelea, es de suponer que sería difícil para un *T. rex* inclinarse tanto como para llegar a morder en los pies a su rival, por lo que lo más probable es que las marcas de dientes se hicieran en un cadáver. El que las marcas aparezcan en partes del cuerpo con cantidades de carne relativamente escasas sugiere que *Tyrannosaurus* se estaba alimentando del cadáver de un congénere cuyas partes más carnosas ya habían sido devoradas.[137]

Saliva infecciosa

Se ha sugerido que la saliva de *Tyrannosaurus* podría haber resultado patógena para sus presas. Esta idea fue propuesta por primera vez por William Abler.[138] Al examinar los dientes de los tiranosáuridos entre cada dentículo del borde aserrado de los dientes notó un espacio que podría haber retenido fibras de carne que entrarían en estado de putrefacción debido a colonias de bacterias, dando a *Tyrannosaurus* una mordedura infecciosa mortal, como también se ha sugerido en el caso del dragón de Komodo. Sin embargo, Jack Horner

indica que en *Tyrannosaurus* los bordes de las sierras del diente tenían más bien forma de cubo mientras que en los dientes del dragón de Komodo son redondeadas.[139] Horner ha señalado además que el diente de *T. rex* es sólido, mientras que los dientes del dragón de Komodo son acanalados.[139]

En la cultura popular

Desde que fuera descrito por primera vez en 1905, *Tyrannosaurus rex* se ha convertido en la especie más reconocida de dinosaurio en la cultura popular. Es el único dinosaurio que es conocido comúnmente por el gran público mediante su nomenclatura binominal (*Tyrannosaurus rex*), y su abreviatura científica *T. rex* también ha encontrado un uso amplio en lengua inglesa.[18] Robert Bakker nota esto en su libro *Herejías de dinosaurio* y explica que un nombre como el de *Tyrannosaurus rex* «es irresistible a la lengua».[11]

Véase también

- Portal:Dinosaurios. Contenido relacionado con **Dinosaurios**.
- Anexo: Géneros válidos de dinosaurios
- Tyrannosauridae
- Especímenes de Tyrannosaurus rex

Referencias

1. «tyrannosaurus» (http://www.etymonline.com/index.php?term=tyrannosaurus&allowed_in_frame=0). *Online Etymology Dictionary*.
2. «Eastern Montana's B. rex now yields female bone tissue» (http://phys.org/news/2005-06-eastern-montana-rex-yields-female.html). *News and Articles on Science and Technology* (en inglés). 2 de junio de 2005. Consultado el 26 de diciembre de 2015.
3. Renne, Paul; Deino, Alan; Hilgen, Frederik; Kuiper, Klaudia; Mark, Darren; Mitchell, William; Morgan, Leah; Mundil, Roland; Smit, Jan (8 de febrero de 2013). «Time Scales of Critical Events Around the Cretaceous-Paleogene Boundary» (http://www.cugb.edu.cn/uploadCms/file/20600/20131028144132060.pdf). *Science* **339** (6120): 684-687. doi:10.1126/science.1230492 (https://dx.doi.org/10.1126%2Fscience.1230492). Consultado el 26 de diciembre de 2015.
4. Hutchinson, J. R.; Bates, K. T.; Molnar, J.; Allen, V.; Makovicky, P. J. (2011). «A Computational Analysis of Limb and Body Dimensions in *Tyrannosaurus rex* with Implications for Locomotion, Ontogeny, and Growth» (http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0026037). *PLoS ONE* **6** (10). doi:10.1371/journal.pone.0026037 (https://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0026037).
5. «Sue's vital statistics» (https://web.archive.org/web/20090317173228/http://www.fieldmuseum.org/sue/about_vital.asp). *Sue at the Field Museum*. Field Museum of Natural History. Archivado desde el original (http://www.fieldmuseum.org/sue/about_vital.asp) el 17 de marzo de 2009. Consultado el 15 de septiembre de 2007.
6. Bates, K. T., Manning, P. L., Hodgetts, D. y Sellers, W. I. (2009). «Estimating Mass Properties of Dinosaurs Using Laser Imaging and 3D Computer Modelling» (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2639725). En Beckett, Ronald, ed. *PLoS ONE* **4** (2): e4532. Bibcode:2009PLoSO...4.4532B (http://adsabs.harvard.edu/abs/2009PLoSO...4.4532B). PMC 2639725 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2639725). PMID 19225569 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19225569). doi:10.1371/journal.pone.0004532 (https://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0004532).
7. Hartman, Scott (26 de marzo de 2013). «Giant theropods: North vs South» (http://www.skeletaldrawing.com/home/giant-theropods-north-vs-south772013). *Scott Hartman's Skeletal drawing.com* (en inglés). Consultado el 16 de abril de 2016.

8. Campione, Nicolas; Evans, David; Brown, Caleb; Carrano, Matthew (21 de julio de 2014). «Body mass estimation in non-avian bipeds using a theoretical conversion to quadruped stylopodial proportions» (https://www.researchgate.net/profile/Matthew_Carrano/publication/263701450_Body_mass_estimation_in_non-avian_bipeds_using_a_theoretical_conversion_to_quadruped_stylopodial_proportions/links/546147380cf2c1a63bff829a.pdf). *Methods in Ecology and Evolution* **5** (9): 913-923. doi:10.1111/2041-210X.12226 (https://dx.doi.org/10.1111%2F2041-210X.12226). Consultado el 16 de abril de 2016.
9. Hartman, Scott (7 de julio de 2013). «Mass estimates: North vs South redux» (http://www.skeletaldrawing.com/home/mass-estimates-north-vs-south-redux772013). *Scott Hartman's Skeletal drawing.com* (en inglés). Consultado el 16 de abril de 2016.
10. Anderson, J. F.; Hall-Martin, A. J. Russell DA (1985). «Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs». *Journal of Zoology* **207** (1): 53-61.
11. Bakker, Robert T. (1986). *The Dinosaur Heresies* (https://archive.org/details/dinosaurheresies00robe). Nueva York, EE. UU.: Kensington Publishing. ISBN 0-688-04287-2. OCLC 13699558 (https://www.worldcat.org/oclc/13699558).
12. Henderson, D. M. (1 de enero de 1999). «Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing» (http://paleobiol.geoscienceworld.org/cgi/content/abstract/25/1/88). *Paleobiology* **25** (1): 88-106.
13. Erickson, G. M., Makovicky, P. J., Currie, P. J., Norell, M. A., Yerby, S. A. & Brochu, C. A. 2004. «Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs.» *Nature* 430: 772-775.
14. Farlow, J. O.; Smith, M. B., Robinson, J. M. (1995). «Body mass, bone "strength indicator", and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*» (https://web.archive.org/web/20091129225546/http://www.vertpaleo.org/publications/jvp/15-713-725.cfm). *Journal of Vertebrate Paleontology* **15** (4): 713-725. Archivado desde el original (http://www.vertpaleo.org/publications/jvp/15-713-725.cfm) el 29 de noviembre de 2009. Consultado el 5 de diciembre de 2009.
15. Christiansen, Per; & Fariña, Richard A. (2004). «Mass prediction in theropod dinosaurs». *Historical Biology* **16** (2-4): 85-92. doi:10.1080/08912960412331284313 (https://dx.doi.org/10.1080%2F08912960412331284313).
16. dal Sasso, Cristiano; Maganuco, Simone; Buffetaut, Eric; & Méndez, Marcos A. (2005). «New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its sizes and affinities» (http://www.bioone.org/perlserv/?request=get-abstract&doi=10.1671%2F0272-4634%282005%29025%5B0888%3ANIOTSO%5D2.0.CO%3B2). *Journal of Vertebrate Paleontology* **25** (4): 888-896. doi:10.1671/0272-4634(2005)025[0888:NIOTSO]2.0.CO;2 (https://dx.doi.org/10.1671%2F0272-4634%282005%29025%5B0888%3ANIOTSO%5D2.0.CO%3B2).
17. Calvo, Jorge O.; Rodolfo Coria (diciembre de 1998). «New specimen of *Giganotosaurus carolinii* (Coria & Salgado, 1995), supports it as the largest theropod ever found» (https://web.archive.org/web/20090326203325/http://www.mnhn.ul.pt/geologia/gaia/7.pdf) (pdf). *Gaia Revista de Geociências* **15**: 117-122. Archivado desde el original (http://www.mnhn.ul.pt/geologia/gaia/7.pdf) el 26 de marzo de 2009. Consultado el 5 de diciembre de 2009.
18. Brochu, Christopher A.; Richard A. Ketcham (2003). *Osteology of Tyrannosaurus Rex: Insights from a Nearly Complete Skeleton and High-resolution Computed Tomographic Analysis of the Skull*. Northbrook, Illinois: Society of Vertebrate Paleontology. OCLC 51651461 (https://www.worldcat.org/oclc/51651461).
19. Lipkin, Christine; Carpenter, Kenneth (2008). «Looking again at the forelimb of *Tyrannosaurus rex*». En Carpenter, Kenneth y Larson, Peter E. (editors), ed. *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King (Life of the Past)*. Bloomington: Indiana University Press. pp. 167-190. ISBN 0-253-35087-5.
20. «Museum unveils world's largest T-rex skull» (http://phys.org/news/2006-04-museum-unveils-world-largest-t-rex.html). Montana State University. 7 de abril de 2006. Consultado el 13 de septiembre de 2008.
21. Herrmann, Andrew (12 de abril de 2006). «Head to head, new T. rex beats Sue...» (http://dml.cmnh.org/2006Apr/msg00205.html). *Dinosaur Mailing List* (en inglés). Consultado el 26 de diciembre de 2015.
22. Stevens, Kent A. (Junio de 2006). «Binocular vision in theropod dinosaurs» (http://www.we

bcitation.org/1256480784253462) (PDF). *Journal of Vertebrate Paleontology* **26** (2): 321-330. doi:10.1671/0272-4634(2006)26[321:BVITD]2.0.CO;2 (https://dx.doi.org/10.1671%2F0272-4634%282006%2926%5B321%3ABVITD%5D2.0.CO%3B2). Archivado desde el original (http://www.geocities.com/Athens/Bridge/4602/theropod_binocularvision.pdf) el 25 de octubre de 2009.

23. Jaffe, Eric (1 de julio de 2006). «Sight for 'Saur Eyes: *T. rex* vision was among nature's best» (http://www.sciencenews.org/view/generic/id/7500/title/Sight_for_Saur_Eyes_%3Ci%3ET._rex%3Ci%3E_vision_was_among_natures_best). *Science News* **170** (1): 3. doi:10.2307/4017288 (https://dx.doi.org/10.2307%2F4017288). Consultado el 6 de octubre de 2008.
24. Snively, Eric; Donald M. Henderson y Doug S. Phillips (2006). «Fused and vaulted nasals of tyrannosaurid dinosaurs: Implications for cranial strength and feeding mechanics» (http://www.app.pan.pl/archive/published/app51/app51-435.pdf) (PDF). *Acta Palaeontologica Polonica* **51** (3): 435-454. Consultado el 8 de octubre de 2008.
25. Erickson, G. M.; Van Kirk, S. D.; Su, J.; Levenston, M. E.; Caler, W. E. y Carter, D. R. (1996). «Bite-force estimation for *Tyrannosaurus rex* from tooth-marked bones». *Nature* **382**: 706-708. doi:10.1038/382706a0 (https://dx.doi.org/10.1038%2F382706a0).
26. Meers, M. B. (Agosto de 2003). «Maximum bite force and prey size of *Tyrannosaurus rex* and their relationships to the inference of feeding behavior» (http://www.ingentaconnect.com/content/tandf/ghbi/2003/00000016/00000001/art00001). *Historical Biology: A Journal of Paleobiology* **16** (1): 1-12. doi:10.1080/0891296021000050755 (https://dx.doi.org/10.1080%2F0891296021000050755).
27. Brochu, C.R. (2003). «Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull». *Society of Vertebrate Paleontology Memoirs* **7**: 1-138. doi:10.2307/3889334 (https://dx.doi.org/10.2307%2F3889334).
28. Smith, J. B. (Diciembre de 2005). «Heterodonty in *Tyrannosaurus rex*: implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions» (http://www.webcitation.org/1256456620451304) (PDF). *Journal of Vertebrate Paleontology* **25** (4): 865-887. doi:10.1671/0272-4634(2005)025[0865:HITRIF]2.0.CO;2 (https://dx.doi.org/10.1671%2F0272-4634%282005%29025%5B0865%3AHITRIF%5D2.0.CO%3B2). Archivado desde el original (http://www.geocities.com/Athens/Bridge/4602/trexteeth.pdf) el 25 de octubre de 2009.
29. Douglas, K., Young, S. (1998). «The dinosaur detectives» (http://www.newscientist.com/channel/life/dinosaurs/mg15821305.300). *New Scientist*. Consultado el 16 de octubre de 2008. «One palaeontologist memorably described the huge, curved teeth of *T. rex* as 'lethal bananas'».
30. *In the Field*, edición de enero-febrero de 2005, Museo Field de Historia Natural.
31. «The First *Tyrannosaurus* Skeleton, 1905» (https://web.archive.org/web/20080512054533/http://www.lindahall.org/events_exhib/exhibit/exhibits/dino/osb1905.htm). Linda Hall Library of Science, Engineering and Technology. Archivado desde el original (http://www.lindahall.org/events_exhib/exhibit/exhibits/dino/osb1905.htm) el 12 de mayo de 2008. Consultado el 3 de agosto de 2008.
32. Breithaupt, Brent H.; Elizabeth H. Southwell y Neffra A. Matthews (18 de octubre de 2005). «In Celebration of 100 years of *Tyrannosaurus Rex*: *Manospondylus Gigas*, *Ornithomimus Grandis*, and *Dynamosaurus Imperiosus*, the Earliest Discoveries of Tyrannosaurus Rex in the West» (http://gsa.confex.com/gsa/2005AM/finalprogram/abstract_96150.htm). *Abstracts with Programs*. 2005 Salt Lake City Annual Meeting (http://gsa.confex.com/gsa/2005AM/finalprogram/index.html) **37** (7). Geological Society of America. p. 406. Consultado el 8 de octubre de 2008.
33. Osborn, H. F. (1905). «*Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs». *Bulletin of the American Museum of Natural History* **21**: 259-265.
34. Breithaup, B. H.; Southwell, E. H., Matthews, N. A. (2006). «*Dynamosaurus Imperiosus* and the earliest discoveries of *Tyrannosaurus Rex* in Wyoming and the West» (https://web.archive.org/web/20081217104958/http://www.nmnaturalhistory.org/science/bulletins/35/sci_bulletin35_32.pdf) (pdf). *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* **35**: 257-258. Archivado desde el original (http://www.nmnaturalhistory.org/science/bulletins/35/sci_bull

etin35_32.pdf) el 17 de diciembre de 2008. Consultado el 9 de diciembre de 2008.

35. Horner, John R.; Don Lessem (1993). *The complete T. rex* (https://archive.org/details/completetrexhows00horn). Nueva York: Simon & Schuster. ISBN 0-671-74185-3.
36. Osborn, H. F. (1917). «Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*» (http://hdl.handle.net/2246/1334). *Bulletin of the American Museum of Natural History* (Nueva York: Museo Americano de Historia Natural) **35** (43): 733-771. Consultado el 8 de octubre de 2008.
37. Ride, W. D. L. (1999). «Article 23.9 – Reversal of Precedence» (http://www.iczn.org/iczn/index.jsp?article=23&nfv=#9). *International code of zoological nomenclature*. Londres: Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. ISBN 0-85301-006-4. OCLC 183090345 (https://www.worldcat.org/oclc/183090345). Consultado el 8 de octubre de 2008. «el uso que prevalece debe ser mantenido" cuando "el sinónimo más moderno u homónimo no haya sido usado como válido desde 1899" y "el sinónimo más reciente u homónimo haya sido usado para un taxón en particular, presumido válido para ese taxón en particular, haya sido usado para ese taxón como presunto nombre válido en al menos 25 trabajos y publicado por al menos 10 autores en inmediatamente antes de los 50 años;...»
38. Taylor, Mike (27 de agosto de 2002). «So why hasn't *Tyrannosaurus* been renamed *Manospondylus*?» (http://www.miketaylor.org.uk/dino/faq/s-class/priority/). *The Dinosaur FAQ*. Consultado el 8 de octubre de 2008.
39. Horner, J. R. & Lessem, D. 1993. *The Complete T. rex*. Nueva York: Simon & Schuster. 238pp.
40. "STAN T. rex" (http://www.bhigr.com/pages/info/info_stan.htm) Black Hills Institute for Geological Research, Inc. 2004. Consultado el 16 de julio de 2005.
41. Brochui, C. A. (diciembre de 2003). «Lessons From A Tyrannosaur: The Ambassadorial Role Of Paleontology» (http://www.bioone.org/perlserv/?request=get-document&doi=10.1669%2F0883-1351(2003)018%3C0475%3ALFATTA%3E2.0.CO%3B2). *PALAIOS* **18** (6): 475. doi:10.1669/0883-1351(2003)018<0475:LFATTA>2.0.CO;2 (https://dx.doi.org/10.1669%2F0883-1351%282003%29018%3C0475%3ALFATTA%3E2.0.CO%3B2).
42. «Was Mighty T. Rex 'Sue' Felled By A Lowly Parasite?» (http://www.sciencedaily.com/releases/2009/09/090929133117.htm#). ScienceDaily. 30 de septiembre de 2009. Consultado el 14 de mayo de 2013.
43. «Dig pulls up five T. rex specimens.» 10 de octubre de 2000. (http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/965609.stm) BBC News.
44. Mary Higby Schweitzer de la Universidad Estatal de Carolina del Norte y sus colegas, en la revista *Science*, marzo de 2005.
45. «BBC NEWS : Science/Nature : T. rex fossil has 'soft tissues' » (http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/4379577.stm). Consultado el 11 de diciembre de 2005.
46. Kaye, Thomas G.; Gary Gaugler y Zbigniew Sawlowicz (julio de 2008). «Dinosaurian Soft Tissues Interpreted as Bacterial Biofilms» (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2483347). *ONE* **3** (7): e2808. PMC 2483347 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2483347). PMID 18665236 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18665236). doi:10.1371/journal.pone.0002808 (https://dx.doi.org/10.1371%2Fjournal.pone.0002808). Consultado el 29 de julio de 2008.
47. «Researchers Debate: Is It Preserved Dinosaur Tissue, or Bacterial Slime?» (http://blogs.discovermagazine.com/80beats/2008/07/30/researchers-debate-is-it-preserved-dinosaur-tissue-or-bacterial-slime/). Discover. 30 de julio de 2008. Consultado el 4 de septiembre de 2008.
48. «Scientists recover T. rex soft tissue» (http://www.msnbc.msn.com/id/7285683/). Associated Press. 24 de marzo de 2005. Consultado el 14 de mayo de 2013.
49. Fields, Helen (Mayo de 2006). «Dinosaur Shocker» (http://www.smithsonianmag.com/issues/2006/may/dinosaur.php). Smithsonian Institution. Consultado el 14 de mayo de 2013.
50. Rincon, Paul (12 de abril de 2007). «Protein links *T. rex* to chickens» (http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/6548719.stm). BBC News. Consultado el 2 de octubre de 2008.
51. Ryan, Michael J. «New Biggest T. rex Skull.» (http://palaeoblog.blogspot.com/2006/04/new-biggest-t-rex-skull.html) *Palaeblog*. 12 de abril de 2006.

52. «Footprint of a Giant» (https://web.archive.org/web/20080820082233/http://esp.cr.usgs.gov/info/kt/footprint.html). *Online guide to the continental Cretaceous-Tertiary boundary in the Raton basin, Colorado and New Mexico*. United States Geological Survey. Archivado desde el original (http://esp.cr.usgs.gov/info/kt/footprint.html) el 20 de agosto de 2008. Consultado el 9 de octubre de 2008.
53. Currie, Philip J.; Jørn H. Hurum y Karol Sabath (2003). «Skull structure and evolution in tyrannosaurid dinosaurs» (http://www.app.pan.pl/archive/published/app48/app48-227.pdf) (PDF). *Acta Palaeontologica Polonica* **48** (2): 227-234. Consultado el 8 de octubre de 2008.
54. Holtz, Thomas R., Jr. (2004). «Tyrannosauroidea». En David B. Weishampel, Peter Dodson y Halszka Osmólska, ed. *The dinosauria*. Berkeley: University of California Press. pp. 111-136. ISBN 0-520-24209-2.
55. Paul, Gregory S. (1988). *Predatory dinosaurs of the world: a complete illustrated guide* (https://archive.org/details/predatorydinosau00paul). Nueva York: Simon and Schuster. ISBN 0-671-61946-2. OCLC 18350868 (https://www.worldcat.org/oclc/18350868).
56. Holtz, Thomas R. (1994). «The Phylogenetic Position of the Tyrannosauridae: Implications for Theropod Systematics» (http://www.jstor.org/pss/1306180). *Journal of Palaeontology* **68** (5): 1100-1117. ISSN 0022-3360 (https://issn.org/resource/issn/0022-3360). JSTOR 1306180 (https://www.jstor.org/stable/1306180). Consultado el 8 de octubre de 2008.
57. Maleev, E. A. (1955). «Gigantic carnivorous dinosaurs of Mongolia» [Dinosaurios carnívoros gigantes de Mongolia]. *Doklady Akademii Nauk SSSR* (en ruso) **104** (4): 634-637.
58. Rozhdestvensky, AK (1965). «Growth changes in Asian dinosaurs and some problems of their taxonomy». *Paleontological Journal* **3**: 95-109.
59. Carpenter, Kenneth (1992). «Tyrannosaurids (Dinosauria) of Asia and North America». En Niall J. Mateer y Pei-ji Chen, ed. *Aspects of nonmarine Cretaceous geology*. Beijing: China Ocean Press. ISBN 9787502714635. OCLC 28260578 (https://www.worldcat.org/oclc/28260578).
60. Carr, Thomas D.; Thomas E. Williamson y David R. Schwimmer (marzo de 2005). «A New Genus and Species of Tyrannosauroid from the Late Cretaceous (Middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama». *Journal of Vertebrate Paleontology* **25** (1): 119-143. doi:10.1671/0272-4634(2005)025[0119:ANGASO]2.0.CO;2 (https://dx.doi.org/10.1671%2F0272-4634%282005%29025%5B0119%3AANGASO%5D2.0.CO%3B2).
61. Hurum, Jørn H.; Karol Sabath (2003). «Giant theropod dinosaurs from Asia and North America: Skulls of *Tarbosaurus bataar* and *Tyrannosaurus rex* compared» (http://www.app.pan.pl/archive/published/app48/app48-161.pdf) (PDF). *Acta Palaeontologica Polonica* **48** (2): 161-190. Consultado el 8 de octubre de 2008.
62. Olshevsky, George (1995). «The origin and evolution of the tyrannosaurids». *Kyoryugaku Saizensen [Dino Frontline]*. 9-10: 92-119.
63. Carr, T. D.; T. E. Williamson (2004). «Diversity of late Maastrichtian Tyrannosauridae (Dinosauria: Theropoda) from western North America». *Zoological Journal of the Linnean Society* **142**: 479-523. doi:10.1111/j.1096-3642.2004.00130.x (https://dx.doi.org/10.1111%2Fj.1096-3642.2004.00130.x).
64. Gilmore, C. W. (1946). «A new carnivorous dinosaur from the Lance Formation of Montana». *Smithsonian Miscellaneous Collections* **106**: 1-19.
65. Bakker, R. T.; M. Williams y P. J. Currie (1988). «*Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana». *Hunteria* **1** (5): 1-30.
66. Carr, T. D. (1999). «Craniofacial ontogeny in Tyrannosauridae (Dinosauria, Theropoda)». *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 497-520.
67. Currie, Philip J. (2003). «Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada» (http://www.app.pan.pl/archive/published/app48/app48-191.pdf) (PDF). *Acta Palaeontologica Polonica* **42** (2): 191-226. Consultado el 9 de octubre de 2008.
68. Loewen, M. A.; Irmis, R. B.; Sertich, J. J. W.; Currie, P. J.; Sampson, S. D. (2013). Evans, David C, ed. [1] (http://journals.plos.org/ploso

ne/article?id=10.1371/journal.pone.0079420)
69. «L A F A U N A» (http://web.archive.org/web/http://biblioweb.dgsca.unam.mx/libros/playas/html/sec_6.html). Archivado desde el original (http://biblioweb.dgsca.unam.mx/libros/playas/html/sec_6.html) el 30 de noviembre de 2015.
70. *Scientific American*, **290**, no. 2, febrero de 2004, pp. 23-24.
71. Leidy, J. (1865). «Memoir on the extinct reptiles of the Cretaceous formations of the United States». *Smithsonian Contributions to Knowledge* **14**: 1-135.
72. «Tyrannosaurus» (https://web.archive.org/web/20081208143829/http://www.amnh.org/exhibitions/expeditions/treasure_fossil/Treasures/Tyrannosaurus/tyrannos.html?dinos). American Museum of Natural History. Archivado desde el original (http://www.amnh.org/exhibitions/expeditions/treasure_fossil/Treasures/Tyrannosaurus/tyrannos.html?dinos) el 8 de diciembre de 2008. Consultado el 16 de octubre de 2008.
73. Newman, BH (1970). «Stance and gait in the flesh-eating *Tyrannosaurus*». *Biological Journal of the Linnean Society* **2**: 119-123. doi:10.1111/j.1095-8312.1970.tb01707.x (https://dx.doi.org/10.1111%2Fj.1095-8312.1970.tb01707.x).
74. «The Age of Reptiles Mural» (http://www.yale.edu/peabody/explore/reptiles.html). Yale University. 2008. Consultado el 16 de octubre de 2008.
75. Osborn, H. F. (1905). «Tyrannosaurus and other Cretaceous carnivorous dinosaurs» (http://hdl.handle.net/2246/1464). *Bulletin of the AMNH* (Nueva York: Museo Americano de Historia Natural) **21** (14): 259-265. Consultado el 6 de octubre de 2008.
76. Lambe, L. M. (1914). «On a new genus and species of carnivorous dinosaur from the Belly River Formation of Alberta, with a description of the skull of *Stephanosaurus marginatus* from the same horizon». *Ottawa Naturalist* **27**: 129-135.
77. Osborn, Henry Fairfield; Barnum Brown (1906). «Tyrannosaurus, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur» (http://hdl.handle.net/2246/1473). *Bulletin of the AMNH* (Nueva York: Museo Americano de Historia Natural) **22** (16): 281-296. Consultado el 6 de octubre de 2008.
78. Carpenter, Kenneth; Matt Smith (2001). «Forelimb Osteology and Biomechanics of *Tyrannosaurus rex*» (https://archive.org/details/mesozoicvertebra0000unse/page/90). En Darren Tanke y Kenneth Carpenter, ed. *Mesozoic vertebrate life*. Bloomington: Indiana University Press. pp. 90-116 (https://archive.org/details/mesozoicvertebra0000unse/page/90). ISBN 0-253-33907-3.
79. Horner, J. R., Padian, K. (septiembre de 2004). «Age and growth dynamics of Tyrannosaurus rex» (http://journals.royalsociety.org/openurl.asp?genre=article&issn=0962-8452&volumen=271&número=1551&spage=1875). *Proceedings. Biological sciences / the Royal Society* **271** (1551): 1875-80. PMC 1691809 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1691809). PMID 15347508 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15347508). doi:10.1098/rspb.2004.2829 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2004.2829). Consultado el 5 de octubre de 2008.
80. Schweitzer, M. H., Wittmeyer, J. L., Horner, J. R. (junio de 2005). «Gender-specific reproductive tissue in ratites and Tyrannosaurus rex» (http://www.sciencemag.org/cgi/pmidlookup?view=long&pmid=15933198). *Science (Nueva York, N.Y.)* **308** (5727): 1456-60. PMID 15933198 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15933198). doi:10.1126/science.1112158 (https://dx.doi.org/10.1126%2Fscience.1112158). Consultado el 5 de octubre de 2008.
81. Lee, Andrew H.; Werning, Sarah (2008). «Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models» (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2206579). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105** (2): 582-587. PMC 2206579 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2206579). PMID 18195356 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18195356). doi:10.1073/pnas.0708903105 (https://dx.doi.org/10.1073%2Fpnas.0708903105).
82. Erickson, G. M., Currie, P. J., Inouye, B. D., Winn, A. A. (julio de 2006). «Tyrannosaur life tables: an example of nonavian dinosaur population biology». *Science (Nueva York, N.Y.)* **313** (5784): 213-7. PMID 16840697 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16840697). doi:10.1126/science.1125721 (https://dx.doi.org/10.1126%2Fscience.1125721).
83. Carpenter, Kenneth (1992). «Variation in *Tyrannosaurus rex*». En Kenneth Carpenter and Philip J. Currie, ed. *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*.

Cambridge: Cambridge University Press. pp. 141-145. ISBN 0-521-43810-1.

34. Larson, P. L. 1994. «*Tyrannosaurus* sex.» En: Rosenberg, G. D. & Wolberg, D. L. *Dino Fest*. The Paleontological Society Special Publications. 7: 139-155.
35. Erickson, G. M., Kristopher Lappin, A., Larson, P. (2005). «Androgynous rex – the utility of chevrons for determining the sex of crocodilians and non-avian dinosaurs» (http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0944-2006(05)00047-4). *Zoology (Jena, Germany)* **108** (4): 277-86. PMID 16351976 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16351976). doi:10.1016/j.zool.2005.08.001 (https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.zool.2005.08.001). Consultado el 8 de octubre de 2008.
36. Schweitzer, M. H., Elsey, R. M., Dacke, C. G., Horner, J. R., Lamm, E. T. (abril de 2007). «Do egg-laying crocodilian (*Alligator mississippiensis*) archosaurs form medullary bone?» (http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S8756-3282(06)00748-4). *Bone* **40** (4): 1152-8. PMID 17223615 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17223615). doi:10.1016/j.bone.2006.10.029 (https://dx.doi.org/10.1016%2Fj.bone.2006.10.029). Consultado el 8 de octubre de 2008.
37. Hone, Dave (17 de octubre de 2012). «Did Tyrannosaurus rex have feathers?» (http://www.guardian.co.uk/science/lost-worlds/2012/oct/17/dinosaurs-fossils). *The Guardian*. Consultado el 14 de mayo de 2013.
38. *Nature*, 2004. Referencia a completar.
39. Paul, Gregory S. (2008). «The extreme lifestyles and habits of the gigantic tyrannosaurid superpredators of the Late Cretaceous of North America and Asia». En Carpenter, Kenneth y Larson, Peter E. (coordinadores), ed. *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King (Life of the Past)*. Bloomington: Indiana University Press. p. 316. ISBN 0-253-35087-5.
90. Xu, Xing; Mark A. Norell, Xuewen Kuang, Xiaolin Wang, Qi Zhao y Chengkai Jia (7 de octubre de 2004). «Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids». *Nature* **431** (7009): 680-684. PMID 15470426 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15470426). doi:10.1038/nature02855 (https://dx.doi.org/10.1038%2Fnature02855).
91. Bakker, Robert T. (1968). «The superiority of dinosaurs» (https://web.archive.org/web/20060909131058/http://bio.fsu.edu/~amarquez/Evolutionary%20Morphology%20fall%202004/Bakker/Bakker%201968%20-%20Superiority%20of%20DInos.pdf) (PDF). *Discovery* **3** (2): 11-12. Archivado desde el original (http://bio.fsu.edu/~amarquez/Evolutionary%20Morphology%20fall%202004/Bakker/Bakker%201968%20-%20Superiority%20of%20DInos.pdf) el 9 de septiembre de 2006. Consultado el 7 de octubre de 2008.
92. Bakker, Robert T. (1972). «Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs» (https://web.archive.org/web/20060909173036/http://bio.fsu.edu/~amarquez/Evolutionary%20Morphology%20fall%202004/Bakker/14-%20Bakker%201972%20-%20dino%20endothermy.pdf) (PDF). *Nature* **238**: 81-85. doi:10.1038/238081a0 (https://dx.doi.org/10.1038%2F238081a0). Archivado desde el original (http://bio.fsu.edu/~amarquez/Evolutionary%20Morphology%20fall%202004/Bakker/14-%20Bakker%201972%20-%20dino%20endothermy.pdf) el 9 de septiembre de 2006. Consultado el 7 de octubre de 2008.
93. Barrick, Reese E.; William J. Showers (julio de 1994). «Thermophysiology of Tyrannosaurus rex: Evidence from Oxygen Isotopes» (http://www.sciencemag.org/cgi/content/abstract/265/5169/222). *Science* (Nueva York) **265** (5169): 222-224. PMID 17750663 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17750663). doi:10.1126/science.265.5169.222 (https://dx.doi.org/10.1126%2Fscience.265.5169.222). Consultado el 7 de octubre de 2008.
94. Trueman, Clive; Carolyn Chenery, David A. Eberth y Baruch Spiro (2003). «Diagenetic effects on the oxygen isotope composition of bones of dinosaurs and other vertebrates recovered from terrestrial and marine sediments». *Journal of the Geological Society* **160** (6): 895. doi:10.1144/0016-764903-019 (https://dx.doi.org/10.1144%2F0016-764903-019).
95. Barrick, Reese E.; William J. Showers (octubre de 1999). «Thermophysiology and biology of *Giganotosaurus*: comparison with *Tyrannosaurus*» (http://palaeo-electronica.org/1999_2/gigan/issue2_99.htm). *Palaeontologia Electronica* **2** (2). Consultado el 7 de octubre de 2008.
96. Barrick, Reese E.; Michael K. Stoskopf y William J. Showers (1999). «Oxygen isotopes in dinosaur bones». En James O. Farlow y M. K. Brett-Surman, ed. *The Complete Dinosaur*. Bloomington: Indiana

University Press. pp. 474-490. ISBN 0-253-21313-4.

97. Paladino, Frank V.; James R. Spotila y Peter Dodson (1999). «A blueprint for giants: modeling the physiology of large dinosaurs». En James O. Farlow y M. K. Brett-Surman, ed. *The Complete Dinosaur*. Bloomington: Indiana University Press. pp. 491-504. ISBN 0-253-21313-4.
98. Chinsamy, Anusuya; Willem J. Hillenius (2004). «Physiology of nonavian dinosaurs». En David B. Weishampel, Peter Dodson y Halszka Osmólska, ed. *The dinosauria*. Berkeley: University of California Press. pp. 643-659. ISBN 0-520-24209-2.
99. Hutchinson, J. R. (2004). «Biomechanical Modeling and Sensitivity Analysis of Bipedal Running Ability. II. Extinct Taxa» (https://web.archive.org/web/20081031093050/http://www.rvc.ac.uk/AboutUs/Staff/jhutchinson/documents/JRH13.pdf) (PDF). *Journal of Morphology* **262** (1): 441-461. PMID 15352202 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15352202). doi:10.1002/jmor.10240 (https://dx.doi.org/10.1002%2Fjmor.10240). Archivado desde el original (http://www.rvc.ac.uk/AboutUs/Staff/jhutchinson/documents/JRH13.pdf) el 31 de octubre de 2008. Consultado el 10 de noviembre de 2010.
100. Christiansen, P. (1998). «Strength indicator values of theropod long bones, with comments on limb proportions and cursorial potential» (https://web.archive.org/web/20101116175617/http://www.mnhn.ul.pt/geologia/gaia/19.pdf) (pdf). *Gaia* **15**: 241-255. ISSN 0871-5424 (https://issn.org/resource/issn/0871-5424). Archivado desde el original (http://www.mnhn.ul.pt/geologia/gaia/19.pdf) el 16 de noviembre de 2010. Consultado el 10 de noviembre de 2010.
101. «Giraffe» (https://web.archive.org/web/20100612080401/http://www.wildlifesafari.info/giraffe.html). WildlifeSafari.info. Archivado desde el original (http://www.wildlifesafari.info/giraffe.html) el 12 de junio de 2010. Consultado el 29 de abril de 2006.
102. «The History of Woodland Park Zoo – Chapter 4» (https://web.archive.org/web/20070602141617/http://www.zoo.org/zoo_info/history/chapters/history4.html). Archivado desde el original (http://www.zoo.org/zoo_info/history/chapters/history4.html) el 2 de junio de 2007. Consultado el 29 de abril de 2006.
103. Alexander, R. M. (7 de agosto de 2006). «Dinosaur biomechanics» (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1634776). *Proc Biol Sci.* (The Royal Society) **273** (1596): 1849-1855. PMC 1634776 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1634776). PMID 16822743 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16822743). doi:10.1098/rspb.2006.3532 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2006.3532).
104. Hanna, Rebecca R. (2002). «Multiple injury and infection in a sub-adult theropod dinosaur (*Allosaurus fragilis*) with comparisons to allosaur pathology in the Cleveland-Lloyd dinosaur quarry collection». *Journal of Vertebrate Paleontology* **22** (1): 76-90. doi:10.1671/0272-4634(2002)022[0076:MIAIIA]2.0.CO;2 (https://dx.doi.org/10.1671%2F0272-4634%282002%29022%5B0076%3AMIAIIA%5D2.0.CO%3B2). catalogs the injuries of the *Allosaurus* known as "Big Al" – at least one was attributed to a fall.
105. Hutchinson, J. R. (2004). «Biomechanical Modeling and Sensitivity Analysis of Bipedal Running Ability. II. Extinct Taxa» (https://web.archive.org/web/20090319174139/http://www.rvc.ac.uk/aboutus/staff/jhutchinson/documents/JRH13.pdf) (PDF). *Journal of Morphology* **262** (1): 441-461. PMID 15352202 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15352202). doi:10.1002/jmor.10240 (https://dx.doi.org/10.1002%2Fjmor.10240). Archivado desde el original (http://www.rvc.ac.uk/AboutUs/Staff/jhutchinson/documents/JRH13.pdf) el 19 de marzo de 2009. Consultado el 10 de noviembre de 2010.
106. Hutchinson, J. R., Garcia, M. (febrero de 2002). «Tyrannosaurus was not a fast runner». *Nature* **415** (6875): 1018-21. PMID 11875567 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11875567). doi:10.1038/4151018a (https://dx.doi.org/10.1038%2F4151018a).
107. Sellers, W. I., y Manning, P. L. (julio de 2007). «Estimating dinosaur maximum running speeds using evolutionary robotics» (http://dinonews.net/rubriq/articles.php5?action=open&ref=2007_sellers_speed). *Proc. R. Soc. B* (The Royal Society) **274** (1626): 2711. PMC 2279215 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2279215). PMID 17711833 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17711833). doi:10.1098/rspb.2007.0846 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2007.0846).
108. Seward, L (21 de agosto de 2007). «T. rex 'would outrun footballer'» (http://news.bbc.c

o.uk/2/hi/science/nature/6956867.stm). BBCNews. Consultado el 16 de octubre de 2008.

09. Callison, G.; H. M. Quimby (1984). «Tiny dinosaurs: Are they fully grown?». *Journal of Vertebrate Paleontology* **3**: 200-209. doi:10.1080/02724634.1984.10011975 (https://dx.doi.org/10.1080%2F02724634.1984.10011975).
10. Manning P (2008). «T. rex speed trap». En Carpenter, Kenneth; Larson, Peter E., ed. *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King (Life of the Past)*. Bloomington: Indiana University Press. pp. 205-228. ISBN 0-253-35087-5.
11. Paul, G. S. y Christiansen, P. (septiembre de 2000). «Forelimb posture in neoceratopsian dinosaurs: implications for gait and locomotion» (http://www.bioone.org/perlserv/?request=get-document&doi=10.1666%2F0094-8373(2000)026%3C0450%3AFPIND I%3E2.0.CO%3B2). *Paleobiology* **26** (3): 450. doi:10.1666/0094-8373(2000)026<0450:FPINDI>2.0.CO;2 (https://dx.doi.org/10.1666%2F0094-8373%282000%29026%3C0450%3AFPINDI%3E2.0.CO%3B2).
12. Manning, P. L.; Ott, C. y Falkingham, P. L. (2008). «A probable tyrannosaurid track from Hell Creek Formation (Upper Cretaceous), Montana, United States (http://rvc.academia.edu/PeterFalkingham/Papers/1096315/A_Probable_Tyrannosaurid_Track_from_the_Hell_Creek_Formation_Upper_Cretaceous_Montana_United_States)» *Palaios*, **23**: 645-647
13. Lockley, M. G.; Hunt, A. P. (1994). «A track of the giant theropod dinosaur *Tyrannosaurus* from close to the Cretaceous/Tertiary boundary, northern New Mexico». *Ichnos* **3**: 213-218. doi:10.1080/10420949409386390 (https://dx.doi.org/10.1080%2F10420949409386390).
14. «T.rex footprint discovered» (http://www.nhm.ac.uk/about-us/news/2007/october/news_12515.html). Natural History Museum (http://www.nhm.ac.uk/index.html). 2007. Consultado el 9 de diciembre de 2008.
15. Bates, Karl; Falkingham, Peter (29 de febrero de 2012). «Estimating maximum bite performance in Tyrannosaurus rex using multi-body dynamics» (https://web.archive.org/web/20180819045658/http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/early/2012/02/25/rsbl.2012.0056.full). *Biology Letters*. doi:10.1098/rsbl.2012.0056 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frsbl.2012.0056). Archivado desde el original (http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/early/2012/02/25/rsbl.2012.0056.full) el 19 de agosto de 2018. Consultado el 18 de octubre de 2015.
116. «Fósil monstruo marino destrona al tiranosaurio - Ecología - Vida y Estilo | El Universo» (http://www.eluniverso.com/2009/03/17/1/1430/F5AA1AB0E4E64FD297FAECC4F60D717C.html). *El Universo*. 17 de marzo de 2009. Consultado el 4 de mayo de 2016.
117. «El mayor depredador de la historia vivía en el mar y pesaba 45 toneladas.» 17 de marzo de 2009. (http://www.abc.es/20090316/nacional-sociedad/mayor-depredador-historia-vivia-200903162236.html) *ABC*.
118. Lambe, L. B. (1917). «The Cretaceous theropodous dinosaur *Gorgosaurus*». *Memoirs of the Geological Survey of Canada* **100**: 1-84.
119. Farlow, J. O. y Holtz, T. R. (2002). «The fossil record of predation in dinosaurs» (https://web.archive.org/web/20081031093048/http://www.yale.edu/ypmip/predation/Chapter_09.pdf) (pdf). En Kowalewski, M. y Kelley, P. H., ed. *The Fossil Record of Predation*. The Paleontological Society Papers **8**. pp. 251-266. Archivado desde el original (http://www.yale.edu/ypmip/predation/Chapter_09.pdf) el 31 de octubre de 2008. Consultado el 9 de diciembre de 2010.
120. Horner, J. R. (1994). «Steak knives, beady eyes, and tiny little arms (a portrait of *Tyrannosaurus* as a scavenger)». *The Paleontological Society Special Publication* **7**: 157-164.
121. Amos, J. (31 de julio de 2003). «*T. rex* goes on trial» (http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/3112527.stm). BBC.
122. The king of killers or fearsome freeloader? It is one of the big questions currently in palaeontology. (http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/3112527.stm)
123. «T. Rex brain study reveals a refined "nose" » (http://www.canada.com/calgaryherald/story.html?id=3641f27e-ca2e-44e8-a56b-f9a0b4aef4b5). Calgary Herald. 28 de octubre de 2008. Consultado el 29 de octubre de 2008.
124. Paul, G. S. (1988). *Predatory Dinosaurs of the World* (https://archive.org/details/predatorydinosau00paul). Simon and Schuster. ISBN 0671619462. OCLC 18350868 (https://www.worldcat.org/oclc/18350868).

25. Ruxton GD, Houston DC (Abril de 2003). «Could Tyrannosaurus rex have been a scavenger rather than a predator? An energetics approach» (http://journals.royalsociety.org/openurl.asp?genre=article&issn=0962-8452&volumen=270&número=1516&spage=731). *Proceedings. Biological sciences / the Royal Society* **270** (1516): 731-3. PMC 1691292 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1691292). PMID 12713747 (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12713747). doi:10.1098/rspb.2002.2279 (https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2002.2279). Consultado el 5 de octubre de 2008.
26. Chin, K., Erickson, G. M. *et al.* (18 de junio de 1998). «A king-sized theropod coprolite» (http://www.nature.com/nature/journal/v393/n6686/abs/393680a0.html). *Nature* **393**: 680. doi:10.1038/31461 (https://dx.doi.org/10.1038%2F31461). Summary at Monastersky, R. (20 de junio de 1998). «Getting the scoop from the poop of *T. rex*» (http://www.sciencenews.org/pages/sn_arc98/6_20_98/fob2.htm). *Science News* **153** (25): 391. JSTOR 4010364 (https://www.jstor.org/stable/4010364). doi:10.2307/4010364 (https://dx.doi.org/10.2307%2F4010364).
27. Walters, Martin (1995). *Bloomsbury Illustrated Dictionary of Prehistoric Life (Bloomsbury Illustrated Dictionaries)*. Godfrey Cave Associates Ltd. ISBN 1-85471-648-4.
28. Carpenter, K. (1998). «Evidence of predatory behavior by theropod dinosaurs» (https://web.archive.org/web/20071117132451/http://vertpaleo.org/publications/jvp/15-576-591.cfm). *Gaia* **15**: 135-144. Archivado desde el original (http://vertpaleo.org/publications/jvp/15-576-591.cfm) el 17 de noviembre de 2007. Consultado el 5 de diciembre de 2007.
29. DePalma II, Robert A.; David A. Burnham, Larry D. Martin, Bruce M. Rothschild y Peter L. Larson (2013) P«hysical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*.» *Proceedings of the National Academy of Sciences* (avance en línea) doi: 10.1073/pnas.1216534110
30. [2] (http://www.nbcnews.com/science/crunch-t-rex-tooth-found-dino-tailbone-6C10640610), Subbaraman, Nidhi (16 de julio de 2013). «Crunch! *T. rex* tooth found in dino tailbone.» Consultado el 16 de julio de 2013 desde http://www.nbcnews.com/science/crunch-t-rex-tooth-found-dino-tailbone-6C10640610]
131. [3] (http://www.news.com.au/technology/sci-tech/tyrannosaurus-rex-tooth-found-in-dinosaurs-tail-bone-proves-it-was-hunter-not-scavenger/story-fn5fsgyc-1226679904234),«*Tyrannosaurus rex* tooth found in dinosaur's tail bone 'proves' it was hunter, not scavenger.» 16 de julio de 2013. Consultado el 16 de julio de 2013 desde http://www.news.com.au/technology/sci-tech/tyrannosaurus-rex-tooth-found-in-dinosaurs-tail-bone-proves-it-was-hunter-not-scavenger/story-fn5fsgyc-1226679904234]
132. [4] (http://www.pnas.org/content/early/2013/07/10/1216534110.full.pdf+html), DePalma II, Robert A., Burnham, David A., Martin, Larry D., Rotchild, Bruce M., Larson, Peter L. (2013) «Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*.» *PNAS* 2013; publicado antes de impresión 15 de julio 2013, doi:10.1073/pnas.1216534110
133. Hotz, Robert Lee (16 de julio de 2013). «Fossil Proves *T. Rex* Wasn't Just a Scavenger.» Consultado el 16 de julio de 2013 desde http://online.wsj.com/article/SB10001424127
134. Happ, John; Carpenter, Kenneth (2008). «An analysis of predator-prey behavior in a head-to-head encounter between *Tyrannosaurus rex* and *Triceratops*». En Carpenter, Kenneth y Larson, Peter E. (editors), ed. *Tyrannosaurus rex, the Tyrant King (Life of the Past)*. Bloomington: Indiana University Press. pp. 355-368. ISBN 0-253-35087-5.
135. Tanke, Darren H.; Currie, Philip J. (1998). «Head-biting behavior in theropod dinosaurs: paleopathological evidence» (https://web.archive.org/web/20110719060038/http://www.mnhn.ul.pt/geologia/gaia/12.pdf) (pdf). *Gaia* (15): 167-184. ISSN 0871-5424 (https://issn.org/resource/issn/0871-5424). Archivado desde el original (http://www.mnhn.ul.pt/geologia/gaia/12.pdf) el 19 de julio de 2011. Consultado el 9 de diciembre de 2010.
136. Farlow, J. O. y T. R. Holtz, Jr. 2002. «The fossil record of predation in dinosaurs.» pp. 251-266, *en* M. Kowalewski y P. H. Kelley (eds.), «The Fossil Record of Predation.» *The Paleontological Society Papers* 8.
137. Longrich, N. R., Horner J. R., Erickson G. M. & Currie P. J. (2010), «Cannibalism in *Tyrannosaurus rex*.» (http://www.plosone.org/article/info:doi/10.1371/journal.pone.0013419) *Public Library of Science*.

38. 1999. «The teeth of the *Tyrannosaurus*.» *Scientific American* 281: 40-41.
39. Horner, John R.: *The Complete T. Rex: How Stunning New Discoveries are Changing our Understanding of the World's Most Famous Dinosaur* (1993), pp. 214-215.

Bibliografía

- Riehecky, Janet, "Tiranosaurio", Plymouth, MN: Child's World, c. 1994.
- Farlow, J. O., Smith, M. B., Robinson, J. M. (1995). «Body mass, bone "strength indication," and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*.» (https://web.archive.org/web/20051118130637/http://www.vertpaleo.org/jvp/15-713-725.html) (Masa corporal, hueso la "indicación de fuerza", y potencial corredor de *Tyrannosaurus rex*). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 713-725.
- Holtz, T. R. (1994). «The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics.» («La posición filogenética de Tyrannosauridae: implicaciones para la sistemática terópoda.») *Journal of Paleontology* 68(5): 1100-1117.
- Horner, John R. y Lessem, Don. *The Complete T. Rex. How Stunning New Discoveries Are Changing Our Understanding of the World's Most Famous Dinosaur*. (*T. rex* completo. Cómo los nuevos estupendos descubrimientos están cambiando nuestra comprensión del dinosaurio más famoso del mundo). Simon and Schuster, 1993. ISBN 0-671-74185-3
- Hutchinson, J. R., García, M. (2002). «*Tyrannosaurus* was not a fast runner.» (https://web.archive.org/web/20050809075615/http://tam.cornell.edu/students/garcia/.trex_www/naturepaper.html#pressrelease) («*Tyrannosaurus* no era un corredor rápido.») *Nature* 415:1018-1021.
- Osborn, H. F. (1905). «*Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs.» (*Tyrannosaurus* y otros dinosaurios carnívoros cretácicos). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 35:733-771.
- Osborn, H. F. (1917). «Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*.» («Las adaptaciones del esqueleto de *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*.») *Bulletin of the American Museum of Natural History* 35: 733-71.
- Schweitzer, M. H., Wittmeyer, J. L., Horner, J. R., Toporski, J. K. (2005). «Soft-Tissue Vessels and Cellular Preservation in *Tyrannosaurus rex*.» (http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/sci;307/5717/1952#REF1) («Tejidos suaves de vasos y preservación celular en *Tyrannosaurus rex*.») *Science* 5717: 1952-1955.

Enlaces externos

- Wikimedia Commons alberga una galería multimedia sobre **Tyrannosaurus**.
- Wikispecies tiene un artículo sobre **Tyrannosaurus**.

BBC - Noticias

- Hallan tejido blando en fósil de *T. Rex* (http://news.bbc.co.uk/hi/spanish/science/newsid_4381000/4381335.stm)
- El pasado emplumado del *T. Rex* (http://news.bbc.co.uk/hi/spanish/science/newsid_3730000/3730442.stm)

Especímenes famosos

- Página web de Sue (http://www.fieldmuseum.org/sue) (en inglés)

- Página web de Stan (http://www.bhigr.com/pages/info/info_stan.htm)] (en inglés)

Otros

- El secreto del tamaño colosal del T. Rex: un acicate del crecimiento adolescente -The Guardian, 12 de agosto de 2004- (http://www.guardian.co.uk/uk_news/story/0,3604,1281338,00.html) (en inglés)
- El árbol de la vida habla a cerca de la familia Tyrannosauridae (http://tolweb.org/tree?group=Tyrannosauridae) (en inglés)
- Desenterrando al Tyrannosaurus rex (http://www.unearthingtrex.com/) (en inglés)

Obtenido de «https://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Tyrannosaurus_rex&oldid=128080229»

Esta página se editó por última vez el 28 jul 2020 a las 19:11.

El texto está disponible bajo la Licencia Creative Commons Atribución Compartir Igual 3.0; pueden aplicarse cláusulas adicionales. Al usar este sitio, usted acepta nuestros términos de uso y nuestra política de privacidad.
Wikipedia® es una marca registrada de la Fundación Wikimedia, Inc., una organización sin ánimo de lucro.